

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Gattungen *Podocoryne*, *Stylactis* und *Hydractinia*.

Von

Prof. Dr. A. Goette, Straßburg.

Mit Tafel 13—15 und 3 Abbildungen im Text.

Es ist schon seit einiger Zeit anerkannt, daß diese drei Gattungen, die man in der Unterfamilie der Hydractiniinen zusammenfassen kann, sich nicht leicht voneinander unterscheiden lassen; und dies ist nicht leichter geworden, seitdem die Zahl der Arten in diesen Gattungen erheblich gestiegen ist.

Solange zur Zeit von HINCKS und ALLMAN die drei Gattungen nur durch wenige Arten vertreten waren, ging es noch an, sie durch Merkmale zu trennen, die teils den Hydranthen, teils den Gonanthen entnommen waren. Mit der zunehmenden Kenntnis neuer Arten zeigte es sich aber, daß der Wechsel im Bau der Gonanthen zu unregelmäßig war, um zur Diagnose der Gattungen verwendet werden zu können. BONNEVIE (1898) vereinigte deshalb *Hydractinia* und *Podocoryne* zu einer Gattung *Hydractinia*. SCHNEIDER (1898) ging noch weiter, indem er auf Grund verwandtschaftlicher Übereinstimmung einzelner Merkmale noch viel mehr Formen in den Kreis der Hydractinien hineinzog und andererseits eine bestimmte Abgrenzbarkeit dieses Kreises überhaupt leugnete. MOTZ-KOSSOWSKA (1905) vereinigte wenigstens *Hydractinia*, *Podocoryne* und *Stylactis* in einer Gattung, während andere Systematiker sie wieder auseinander halten.

Merkmale der Arten von

Name	Hydranthen	Hydrorhiza	Stacheln	Nematozooide
<i>Hydractinia echinata</i> P. VAN BENEDEN, HINCKS 1868, ALLMAN 1872	durchweg nackt, mit kranzförmig angeordneten, spitzen Tentakeln, ohne Stamm einzeln aus der Hydrorhiza hervorwachsend	geschlossen, mit innerem Skelet und weicher Cönosarkdecke	zweierlei Stacheln (GOETTE)	Spiralzooide mit Nesselknöpfen
<i>H. sarsi</i> SARS 1846, BONNEVIE 1898		ebenso	Stacheln vorhanden	?
<i>H. aculeata</i> (WAGNER 1833) MOTZ-KOSSOWSKA 1905		ebenso	ebenso	?
<i>H. pruvoti</i> MOTZ-KOSSOWSKA 1905		ebenso, aber von Periderm bedeckt	ebenso	?
<i>H. allmani</i> BONNEVIE 1898		typisch = <i>H. echinata</i>	ebenso	?
<i>H. ornata</i> BONNEVIE 1898		ebenso	ebenso	?
<i>H. humilis</i> BONNEVIE 1898		ebenso	ebenso	?
<i>H. minuta</i> BONNEVIE 1898		ebenso	ebenso	?
<i>H. carica</i> BERGH 1887		ebenso	ebenso	fehlen
<i>H. borealis</i> MERESCHKOWSKY 1878		ebenso?	ebenso	?
<i>H. monocarpa</i> ALLMAN 1874		ebenso	ebenso, oft gegabelt und Hydranthen tragend	?
<i>H. milleri</i> TORREY 1902		ebenso?	St. vorhanden	Spiralzooide
<i>H. epiconcha</i> STECHOW 1909		ebenso	zweierlei Stacheln	Tentakelpolypen vorhanden oder fehlend
<i>H. sodalis</i> STECHOW 1909		ebenso	größte Stacheln, verzweigt, von Cönosarc bedeckt	Spiralzooide mit Tentakeln
<i>H. spiralis</i> GOTO 1910, INABA		ebenso, aber von Periderm bedeckt	kleine St.	?

Hydractinia, Podocoryne, Stylactis.

Blastostyle	Bau der Gonanthen	Wohngebiet	Standort
mit Nesselknöpfen	sessil, mit Entodermmlamelle (E. VAN BENEDEN) oder ohne E. (GOETTE)	Nordsee, Atlantik, arktisch	Schneckenschalen. Felsen
klein. mit Tentakeln	sessil, Bau?	Nordsee	Schneckenschalen
ebenso	sessile Medusen	Mittelmeer	ebenso
mit 1—3 Tentakeln oder mit Nesselknöpfen	ebenso	ebenso	ebenso
klein, mit wenigen Tentakeln	sessil, medusoid	arktisch	?
ebenso	sessile Medusen	ebenso	?
Bl. = Hydranthen	sessil, hermaphroditisch, Bau?	ebenso	?
Bl. nur noch kleine Stiele	sessil, Bau?	ebenso	Schneckenschalen
Bl. mit einigen Tentakeln oder mit Nesselknöpfen	ebenso	ebenso	?
fehlen	sessil, nur zweischichtiger Schlauch?	ebenso	Schneckenschalen
verkümmert, ohne Köpfchen und Tentakel	sessil, Bau?	ebenso	ebenso
Bl. mit wenigen Tentakeln	ebenso	Californien	Felsen
ebenso	sessil, medusoid	Japan	Schneckenschalen
ebenso	sessil, mit Entodermmlamelle (GOTO) oder ohne eine solche (GOETTE)	ebenso	ebenso
?	sessil, mit Entodermmlamelle (GOTO) oder mit Radial- schläuchen (INABA)	ebenso	ebenso

Name	Hydranthen	Hydrorhiza	Stacheln	Nematozooide
<i>H. antarctica</i> STUDER 1879	Durchweg nackt, mit krauzförmig angeordneten, spitzen Tentakeln, ohne Stamm einzeln aus der Hydrorhiza hervorstehend	typisch = <i>H. echinata</i> ?	St. vorhanden	fehlen
<i>H. parvispina</i> HARTLAUB 1905		ebenso?	glatte St.	fehlen
<i>H. angusta</i> HARTLAUB 1904		zusammenhängend oder verzweigt oder netzförmig, von Periderm bedeckt	kleine St.	fehlen
<i>H. pacifica</i> HARTLAUB 1905		nicht ganz geschlossen, von Periderm bedeckt	St. spärlich oder fehlend	hohle Tentakelpolypen (GOETTE)
<i>H. (Podocoryne, Stylactis) fucicola</i> SARS 1857, BONNEVIE 1898, MOTZ-KOSSOWSKA 1905		mit geschlossener, weicher Decke (BONNEVIE) oder von Periderm bedeckt (MOTZ-KOSSOWSKA)	St. vorhanden oder fehlend	solide Tentakelpolypen
<i>Podocoryne carnea</i> SARS 1846		nicht ganz geschlossen, von Periderm bedeckt	St. vorhanden	Spiralzooide vorhanden oder fehlend
<i>P. areolata</i> ALDER		ebenso?	ebenso	?
<i>P. denhami</i> TORNELEY 1904, STECHOW 1912		ebenso	ebenso	fehlen
<i>P. inermis</i> ALLMAN 1876, MOTZ-KOSSOWSKA 1905		ebenso? aber dünn	fehlen	fehlen
<i>Stylactis inermis</i> ALLMAN 1872		H. = Netzwerk von Stolonen, von Periderm überzogen, ohne Skelet	fehlen	hohle oder solide Tentakelpolypen (GOETTE)
<i>St. affinis</i> JÄDERHOLM 1904, STECHOW 1912		ebenso	fehlen	?

In diesen divergierenden Auffassungen offenbart sich unverkennbar der unlösbare Widerspruch zwischen den Forderungen einer möglichst übersichtlichen und praktisch brauchbaren Systematik der Tiere und einer Feststellung ihrer fortschreitenden Geschichte, was ich schon vor Jahren eingehender dargestellt habe (GOETTE, Lehrbuch, 1902, p. 22). Denn eine befriedigende Systematik verlangt notwendig Lücken zwischen den unübersehbaren Reihen der ver-

Blastostyle	Bau der Gonanthen	Wohngebiet	Standort
Bl. ohne Mund und Tentakeln	sessil, medusoid	antarktisch	<i>Mytilus</i> , Florideen
Bl. mit Tentakeln und Übergängen zu Hydranthen	sessil, Bau?	ebenso	Schneckenschalen, Fucus
ebenso	ebenso	ebenso	Wurmröhren, Schwammnadeln
ebenso	sessil, mit Entoderm-lamelle, Weibchen später mit Radial-schläuchen (GOETTE)	Chile	Tubularienröhren
Bl. kleiner oder größer als Hydranthen	sessil, medusoid	Mittelmeer	Fucus, Balanus, Hydroiden
Bl. mit Tentakeln und Übergängen zu Hydranthen	freie Medusen	arktisch, Nordsee, Mittelmeer	Schneckenschalen
fehlen	ebenso	Atlantik	ebenso
klein und tentakelarm	sessile Medusen	Rotes Meer	ebenso
Bl. = Hydranthen	sessil, medusoid	Dänemark, Mittelmeer	Schneckenschalen, Krabben
l. zum Teil Hydranthen	ebenso	Mittelmeer	<i>Balanus</i> , Fucus
fehlen?	sessile Medusen	Argentinien	Krabben

schiedenen Formen und findet sie auch darin, daß uns zahlreiche Bindeglieder unbekannt sind, deren ehemalige Existenz wir notwendig annehmen müssen. Die Geschichte sucht aber gerade alle diese Lücken durch neue Funde oder erschlossene Ergänzungen auszufüllen. Ein grundsätzlicher und vollkommener Ausgleich beider Forschungsrichtungen ist daher ausgeschlossen, und das erstrebte „natürliche System“ ist gewissermaßen nur ein *Modus vivendi*

zwischen beiden — notwendig, weil keine ohne die andere auskommen kann.

Eine besondere Schwierigkeit bei der systematischen Anordnung der Hydropolyten besteht darin, daß, wie ich vielfach belegen kann (s. u.), die Bildung fixer Merkmale in dieser Abteilung teilweise noch in Fluß ist, was natürlich die Abgrenzung von Arten und Gattungen erschwert. Dazu kommt, daß die Beschreibung sowohl der länger bekannten als auch der sich rasch vermehrenden neuen Arten sich auf nicht genügend untersuchte Merkmale stützt, so daß mancher systematisch brauchbare Unterschied übersehen wurde. Dies veranlaßte mich zu einer eingehenden, namentlich ontogenetischen Untersuchung aller Einzelteile an den Stöcken der Hydractinien, soweit das mir vorliegende Material von fremden und eigenen Beobachtungen es gestattete. Eine erschöpfende Behandlung zu sein kann aber dieser Versuch natürlich nicht beanspruchen.

Zur bequemerem Übersicht der fraglichen Merkmale habe ich sie in einer Tabelle zusammengestellt; einige überhaupt nicht bestimmbare Arten, wie *Hydractinia lerispina* CARTER und *H. haeckeli* HAMANN, sowie unverkennbare Synonyme, wie *H. polyclina* AGASSIZ, wurden nicht berücksichtigt.

Die Hydranthen.

Von allen Merkmalen unserer drei Gattungen sind diejenigen am beständigsten, die sich auf den Bau und den Stand der Hydranthen beziehen. Dies sind namentlich: der Mangel eines Hydrocaulus, d. h. der Einzelstand der Hydranthen auf der gemeinsamen Hydrorhiza, der Mangel eines Periderms an ihnen und die kranzförmige Anordnung der Tentakel um das Peristom. Einzeln kommen diese Merkmale allerdings auch bei anderen Athecaten vor, ihre Vereinigung ist aber für unsere Gruppe bezeichnend. Eine nennenswerte Variabilität dieser Hydranthen fehlt; dadurch wird ein näheres Eingehen auf ihren Bau überflüssig.

Die Blastostyle.

Von den übrigen Personen des Stockes stehen die Blastostyle den sterilen Hydranthen am nächsten, variieren aber außerordentlich. 1. Ganz oder teilweise den Hydranthen gleich zeigen sie sich bei *Hydractinia humilis*, *H. parvispina*, *H. angusta*, *H. pacifica*, *H. fucicola*, ferner bei *Podocoryne carnea*, *P. inermis* und *Stylactis inermis*. 2. Wesentlich kleiner und tentakelärmer sind die Blastostyle von

H. sarsi, *H. allmani*, *H. ornata*, *H. milleri*, *H. epiconcha*, *H. sodalis* und *P. denhami*. 3. Sie besitzen durchweg oder teilweise Nesselknöpfe statt der Tentakel bei *H. echinata*, *H. pruvoti*, *H. carica* oder sind tentakellose Stiele, wie bei *H. minuta*, *H. monocarpa* und *H. antarctica*. 4. Endlich fehlen die Blastostyle ganz bei *H. borealis*, *P. areolata* und wahrscheinlich bei *St. affinis*; ausnahmsweise entspringen auch die Gonanthen von *H. echinata* selbständig und unmittelbar aus der Hydrorhiza (s. u.).

Die bezeichnete Variation der Blastostyle in den Gattungen *Hydractinia*, *Podocoryne* und *Stylactis* stellt also eine Stufenreihe von Rückbildungen der gonanthentragenden Hydranthen dar, indem zuerst deren Größe, dann die Zahl und Ausbildung ihrer Tentakel abnimmt, worauf die letzteren völlig verschwinden und die ganzen Blastostyle zu einfachen Stielen verkümmern. Zuletzt verschwinden auch die letzteren, so daß die Gonanthen unmittelbar aus den Stolonen entspringen.

Diese Rückbildung ergibt sich ferner nicht nur aus der Vergleichung der verschiedenen Formen, sondern auch unmittelbar aus gewissen Befunden, unter anderem an den Nesselknöpfen der Blastostyle von *H. echinata* (Fig. 1). Diese „Knöpfe“ stellen sich ontogenetisch als richtige Tentakel dar. Sie entstehen als kurze kegelförmige Auswüchse beider Schichten, so daß der solide Entodermkegel von einer entsprechenden Ectodermkappe bedeckt wird (Fig. 1a). Dann zieht sich ihre Basis allmählich stielförmig zusammen, während das mit Nesselorganen gespickte ectodermale Ende kugelig anschwillt (Fig. 1b, c); gleichzeitig verwandelt sich die entodermale Einlage in einen zylindrischen Körper mit einer Reihe geldrollenähnlich angeordneter Zellen und löst sich vom übrigen Entoderm ab, um allmählich zu atrophieren.

An derselben Species beobachtete ich auch einmal die direkte Entstehung eines Gonanthen aus der Hydrorhiza (Fig. 2). Dabei handelte es sich um einen Blastostyl, dessen Stiel so kurz war, daß er ganz in die Hydrorhiza eingesenkt erschien, also eigentlich dem Cönosarc angehörte, so daß die untersten der zugehörigen Gonanthen unmittelbar auf der Hydrorhiza ruhten. Innerhalb der letzteren und zwischen ihren Skeletzacken entsprang aus der cönosarcalen Basis jenes Stiels ein richtiger Stolo, der aus seinem Ende einen Gonanthen hervortreten ließ. Länge und Dicke dieses Stolos und seine Lage zwischen den Skeletstücken, wo eben nur das Cönosark sich befindet, beweisen hinlänglich, daß dabei von einem nachträg-

lichen Hineinwachsen eines besonders langen und starken Gonanthenstiels nicht die Rede sein kann. Entsteht aber ausnahmsweise der eine oder andere Gonanth von *H. echinata* auf diese Weise, so kann diese Variante sich natürlich bis zur vollständigen Ausschaltung der Blastostyle ausbreiten und fixieren.

Eine solche Variation in der Rückbildung der Blastostyle wiederholt sich, wie aus der Tabelle und den vorhin aufgestellten vier Kategorien der Blastostylbildung hervorgeht, bei den übrigen Arten unserer Gruppe, und zwar in einer auffallend unregelmäßigen Weise. Denn die bezeichnete Stufenreihe in der regressiven Metamorphose der Blastostyle geht keineswegs einer ebenso fortschreitenden Umbildung der gesamten Organisation der ganzen Arten parallel und kann zu einer systematischen Gliederung der ganzen Gruppe nicht mit verwendet werden. Denn wenn man notwendigerweise von der ersten Kategorie ausgeht, deren gar nicht oder nur wenig abgeänderte Blastostyle sich offenbar als die ursprünglichsten Formen darstellen, so findet man dort die drei Gattungen *Hydractinia*, *Podocoryne* und *Stylactis* ebenso nebeneinander vertreten wie in der vierten und letzten Kategorie mit dem vollständigen Mangel an Blastostylen.

Dies läßt sich nur so erklären, daß die Ursachen für die Rückbildung der Blastostyle, um es kurz zu sagen, keineswegs morphologisch fixiert, sondern biologisch wechselnde sind. Ich habe schon früher einmal darauf hingewiesen (GOETTE 1907), daß die Blastostyle von *Podocoryne carnea* sich der vollständigen Form der Hydranthen um so mehr nähern, je später sich die Keimzellen in ihnen entwickeln, und umgekehrt, daß also eine frühzeitige Entwicklung von Keimzellen in dem künftigen Blastostyl seine normale Ausbildung mehr oder weniger hemmt, während die verspätete Keimbildung an den fertigen Hydranthen nichts ändert. Solange nun der Eintritt der Geschlechtstätigkeit nicht irgendwie fixiert und an bestimmte Änderungen des übrigen Stockes gebunden ist, schwankt auch die Ausbildung der Blastostyle und bietet uns keinerlei Merkmale für systematische Zwecke.

Die Nematozooide.

Noch weniger zu jenen Zwecken geeignet sind die übrigen metamorphosierten Stockindividuen, die sich uns als in ihrer Ausbildung ebenfalls gehemmte Hydranthen darstellen, vor allem die verschiedenen Nematozooide unserer Gruppe. Allerdings gehören

auch diejenigen Stacheln der Hydrorhiza dazu, die sich gleichfalls als eigentümliche Metamorphosen von Hydranthen erweisen, so daß alle diese polymorphen Individuen, die morphologisch nur als irgendwie rückgebildete Hydranthen erscheinen, füglich als „Polypoide“

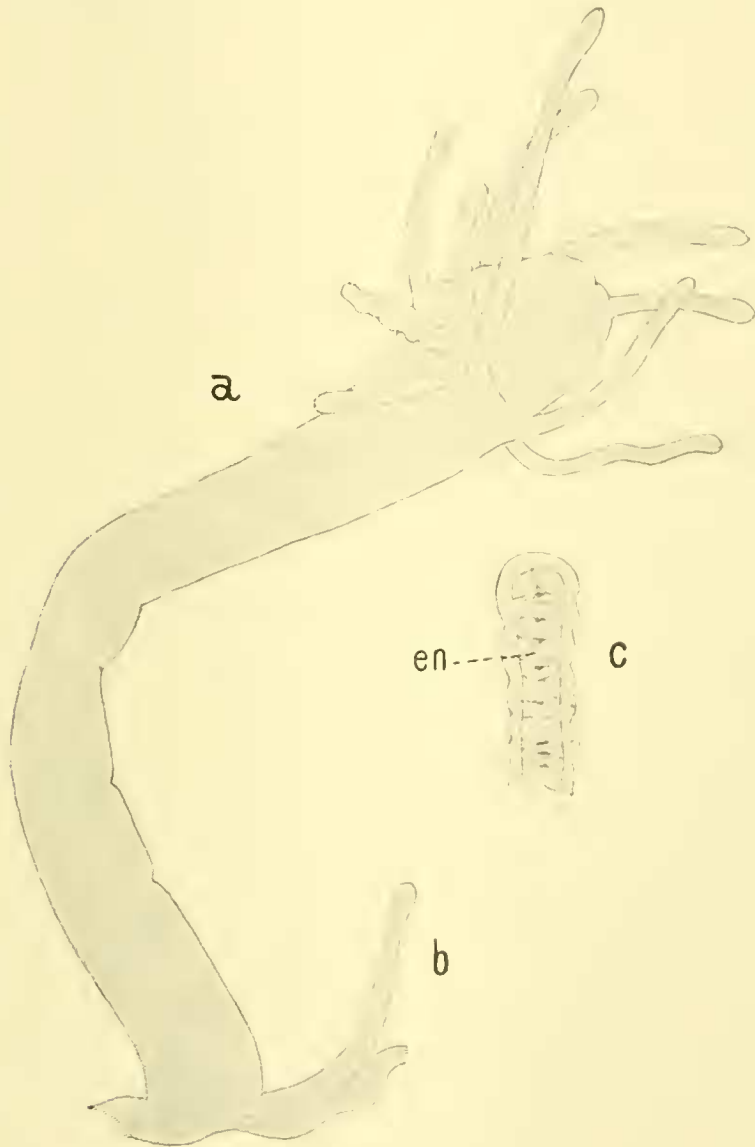


Fig. A. *Stylactis inermis*.

a ein Hydranth, daneben ein Tentakelpolyp (b). c derselbe vergrößert, mit solidem Entoderm (en).

bezeichnet werden können. Es wird sich aber aus der folgenden Darstellung ergeben, daß es richtiger ist, die eben bezeichneten Stacheln im Zusammenhang mit der Hydrorhiza abzuhandeln.

Die Nematozooide von *Hydractinia*, *Podocoryne* und *Stylactis* sind nicht nur in ihrem Bau variabel, sondern gehören überhaupt zu den am häufigsten fehlenden Merkmalen jener Gattungen. Die Unter-

scheidung von „Spiralzooiden“ und „Tentakelpolypen“ sollte sich nicht auf ihre äußere Erscheinung, sondern vor allem auf ihren inneren Bau beziehen. Nun ist es von den Spiralzooiden bekannt, daß sie hohl sind und gelegentlich statt der Nesselknöpfe Tentakel tragen (*Hydractinia sodalis*, STECHOW 1909), was ich bestätigen kann; dagegen wird der Bau der Tentakelpolypen nicht immer erwähnt, so daß ihre Unterscheidung von den Spiralzooiden nicht genügend begründet war (*H. epiconcha*, *H. pacifica*, *Stylactis inermis*). Nur MOTZ-KOSSOWSKA verzeichnet für *H. fucicola* ausdrücklich das Vorkommen von soliden, tentakelähnlichen Nematozooiden.

Soweit ich solche Polypoide untersuchen konnte, verhalten sie sich recht verschieden. Die gestreckten Tentakelpolypen von *H. pacifica* entbehren nach HARTLAUB (1905) eines Köpfchens und der Nesselbatterien; ich bestätige dies mit der Ergänzung, daß sie hohl sind. Bei *Stylactis inermis* sollen Nematozoide nach MOTZ-KOSSOWSKA überhaupt fehlen; ich fand dagegen an diesen Polypen einmal einen hohlen Schlauch derselben Art wie bei *H. pacifica*, daneben nicht wenige außerordentlich kleine Polypoide mit dem vollständigen Bau echter Tentakel (Textfig. A), nämlich mit einer soliden, aus einer Zellenreihe bestehenden entodermalen Einlage (vgl. *H. fucicola*). Bisweilen war das distale Ende dieser Polypoide keulenförmig angeschwollen, doch ohne Nesselbatterien.

Nach allem gibt es also vorläufig drei Arten von Nematozooiden, 1. die Tentakel oder Nesselknöpfe tragenden Spiralzoide (*H. echinata*, *H. milleri*, *H. sodalis*, *Podocoryne inermis*); 2. die hohlen Tentakelpolypen ohne Nesselknöpfe (*H. epiconcha*?, *H. pacifica*, *Stylactis inermis*); 3. die soliden Tentakelpolypen vom Bau einfacher Tentakel (*H. fucicola*, *St. inermis*). — Ich bin der Ansicht, daß dies drei Rückbildungsstufen der einfachen Hydranthen sind und daß folglich die letzte völlig tentakelgleiche Bildung und die normalen Hydranthententakel eine Konvergenzerscheinung darstellen, indem ein rückgebildeter Hydranth die Gestalt eines Hydranthenorgans annimmt.

Noch auffallender als die variable Form der Nematozoide ist ihre weitgehende Unbeständigkeit. Für die Hälfte der in der Tabelle aufgeführten Arten fehlen Angaben über das Vorkommen der Wehrpolypen vollständig; für die andere Hälfte ist ihr Vorkommen teils bestätigt (*H. echinata*, *H. milleri*, *H. epiconcha*, *H. sodalis*, *H. pacifica*, *H. fucicola*, *Podocoryne carnea*, *Stylactis inermis*), teils ausdrücklich verneint (*H. carica*, *H. antarctica*, *H. parvispina*, *H. angusta*, *Podocoryne denhami*, *P. inermis*); endlich wird beides für einzelne

Arten verschieden angegeben (*H. epiconcha*, *P. carneæ*, *St. inermis*). Nach STECHOW (1909) ist das Vorkommen von Wehrpolypen bei *H. epiconcha* unbeständig; bei *P. carneæ*, wo Spiralzooide normalerweise vorkommen, vermißte ALLMAN sie durchweg, GROBBEN (1875) wenigstens in den männlichen Stücken, während ich das Gegenteil feststellen konnte, sowie ich andererseits bei *Stylactis* zweierlei Wehrpolypen fand, wo MOTZ-KOSSOWSKA (1905) solche überhaupt vermißte. Es folgt daraus, daß weder die Anwesenheit noch ein bestimmter Bau der Wehrpolypen auch nur für die einzelne Art typisch genannt werden kann. Als irgendwie brauchbare Merkmale ganzer Gattungen scheiden sie überhaupt aus.

Die Hydrorhiza.

Unter den Merkmalen der Hydractiniinen wird ganz allgemein deren eigentümliche Hydrorhiza mit an erster Stelle genannt. Dennoch sind genauere Angaben über ihren Bau nicht häufig, und vielfach wurde und wird noch die alte Beschreibung ALLMAN'S als maßgebend angesehen. Bei *H. echinata* sah bereits QUATREFAGES (1843) die erste Anlage der Hydrorhiza in einigen Stolonen, die vom Fuß des ersten befestigten Hydranthen auslaufen. Diese Stolonen verbanden sich weiterhin zu einem Netz- und Gitterwerk und würden ferner von einem Periderm überkleidet, das sich jedoch verschieden verhalte (ALLMAN, 1872). Bei *Stylactis* bliebe dieses Netzwerk unverändert, bei *H. echinata* verwandle es sich aber in eine zusammenhängende, skelethaltige Kruste mit einer weichen Cönosarkdecke. Dies komme dadurch zustande, daß die tieferen Peridermröhren des Gitterwerks sich verdicken, zusammenstoßen und verschmelzen, während die obersten Cönosarkröhren an der freien Fläche überhaupt kein Periderm absonderten und folglich in peridermalen Rinnen liegen, darüber aber mit ihrem Ectoderm zusammenfließen, so daß die Entodermröhren in einer zusammenhängenden weichen Ectodermschicht verlaufen.

Dies wurde von den folgenden Beobachtern stillschweigend anerkannt oder wiederholt geschildert. So beschreibt MOTZ-KOSSOWSKA die Hydrorhiza von *H. pruvoti* als aus mehreren Lagen von miteinander verschmolzenen Peridermröhren zusammengesetzt, die jedoch in der obersten Lage resorbiert würden und einer zusammenhängenden Ectodermdecke Platz machten. Die obersten in diese Decke eindringenden Zacken und Leisten der Hartschubstanz seien eben die Reste der resorbierten Peridermröhren. — Nach diesen

Angaben ergibt es sich von selbst, daß das „Skelet“ einer solchen Hydrorhiza mit den verschmolzenen Peridermröhren identisch wäre, wie denn ALLMAN in jeder Skeletwand zwei miteinander verbundene Schichten zeichnet.

Die Hydrorhiza von *Podocoryne* wird von ALLMAN ebenso geschildert, und daher sieht er in der weichen von Periderm nicht überzogenen Decke der Hydrorhiza von *Hydractinia* und *Podocoryne* das wichtigste Unterscheidungsmerkmal gegenüber den vollständig geschlossenen Peridermröhren von *Stylactis*. — Dies blieb allerdings nicht ohne Widerspruch. So behauptete schon GROBBEN (1875), daß die Hydrorhiza von *Podocoryne carnea* von Periderm überzogen sei; und dasselbe wurde von HARTLAUB (1904, 1905) für *H. angusta* und *pacifica*, von MOTZ-KOSSOWSKA (1905) für *H. pruvoti* und von GOTO (1910) für *H. spiralis* angegeben. Doch fehlte jede Erklärung darüber, in welchem Zusammenhange dieses oberflächliche Periderm mit dem tieferen Skelet steht, und andererseits wurde durch diese Korrekturen die geschilderte Vorstellung vom übrigen Bau der Hydrorhiza nicht geändert.

Nach meinen Untersuchungen an *Hydractinia*, *Podocoryne* und *Stylactis* kann ich die ALLMAN'sche Darstellung vom Bau und namentlich von der Entstehung ihrer Hydrorhiza nicht bestätigen.

Die einfachsten Verhältnisse liegen tatsächlich bei *Stylactis inermis* vor.¹⁾ Im allgemeinen kann man ihre Hydrorhiza ein Stolonennetz nennen; doch wird es an manchen Stellen sehr engmaschig, und die Maschen können sogar durch Zusammenwachsen ihrer Wände ganz schwinden (Fig. 3). Das Periderm ist ebenfalls sehr ungleich ausgebildet. In der Regel überzieht es die Stolonen als ein sehr dünnes Häutchen, das ich aber stellenweise ganz vermißte. In den Ecken der Maschen schwillt es aber an und kann die letzteren, wenn sie eng sind, ganz ausfüllen. Diese Peridermverdickungen sind aber noch nicht vollständig von der chitinigen Beschaffenheit des Skelets von *Podocoryne* und *Hydractinia* und noch leicht färbbar: bezeichnenderweise wachsen sie aber wie dieses Skelet mit Spitzen oder Leisten in die Stolonen ein, schnüren sie zusammen und vereinigen sich bisweilen unter ihnen zu Spangen.

So erscheint also das gesamte Periderm von *Stylactis inermis*

1) Ich erhielt mein Material unter dem Namen *H. echinata* aus Neapel, wo dieser Polyp schon vor Jahren so bezeichnet wurde (LOBIANCO, 1899), es ist aber zweifellos eine *Stylactis inermis*, und *H. echinata* dürfte dort überhaupt nicht vorkommen.

weder als ein geschlossener noch als ein gleichartiger Überzug des Stolonennetzes, und seine Beziehungen zu einem eigentlichen chitininigen Skelet der Hydrorhiza lassen sich erst bei *Podocoryne* und *Hydractinia* verstehen

Auch bei *Podocoryne carnea* zeigt sich zuerst ein Stolonennetz, und zwar noch zur Zeit, wann der junge Stock bereits Gonanthen entwickelt hat. Im allgemeinen verhält sich dieses Netzwerk so wie bei *Stylactis*: die Stolonen sind von einem anfangs unterbrochenen, später jedoch kontinuierlichem Periderm überzogen, das teilweise, namentlich an der freien Oberseite, eine mehr oder weniger weiche und färbbare Membran bleibt, aber an den Wänden der Netzmaschen und vor allem in deren Ecken sich nicht nur wie bei *Stylactis* bloß verdickt, sondern zugleich in eine harte, chitinige Masse verwandelt, die sich nicht färbt und gelb bis bräunlich erscheint (Fig. 4). Diese in unregelmäßigen, scherbenförmigen Stücken auftretende Hartschubstanz bildet im Gegensatz zum ursprünglichen häutigen Periderm den Anfang des eigentlichen Skelets der Hydrorhiza.

Eine zweite Gruppe solcher Skeletbildungen findet sich an der Unterseite der Stolonen, und zwar in Gestalt einer zuerst außerordentlich dünnen Basalplatte und ihrer verschiedenen Fortsetzungen. Die Anlage der Basalplatte ist das chitinierte Periderm an der Unterseite der Stolonen, in das natürlich die unteren Ränder der in den Maschen entstandenen Skeletscherben auslaufen (Fig. 7). Wo aber zwischen diesen Scherben das weiche Periderm der Maschen bis zur Unterseite der Stolonen hinabreicht, dehnt sich jene Basalplatte über den ganzen Grund der Maschen aus und wächst so zu einer kontinuierlichen Platte aus, die daher nur zum Teil als eine richtige peridermale Bildung, zum anderen Teil bloß als eine formal selbständige Fortsetzung des Periderms bezeichnet werden kann.

Die weitere Entwicklung der bisher genannten Skeletanlagen hängt nun eng zusammen mit der Umbildung des Stolonennetzes zu einer kompakten Hydrorhiza, die für *Podocoryne* die typische Endform darstellt. Diese Umbildung vollzieht sich durch eine Verschmelzung der Stolonen innerhalb der Maschen, aber nicht nur stellenweise wie bei *Stylactis*, sondern durchweg. Dabei verbinden sich jedoch nur die mit weichem Periderm überkleideten Seitenwände der Stolonen, unter Auflösung jenes sie trennenden Periderms, wogegen die in den Maschen entstandenen Skeletstücke erhalten bleiben und eigentümlich verwandelt werden. Indem sie mit

abgerundeten Zacken oder Falten in die Stolonen einwachsen und einerseits in die Basalplatte, andererseits in die freie peridermale Decke der Hydrorhiza auslaufen, werden sie von den zusammenstreichenden weichhäutigen Teilen der Stolonen so umwachsen, daß sie das dadurch entstehende massige Cönosark in seiner ganzen Höhe als Röhrchen durchsetzen (Fig. 8). Die Hydrorhiza von *Podocoryne* besitzt also zu keiner Zeit eine ununterbrochene Cönosarkdecke.

Jedoch behält nur ein Teil jener Röhrchen die Lichtung, die sich mit einer dunkeln Substanz füllt, die von der den Polypenstock tragenden Schneckenschale herrührt. Meist schließen sich die Röhrchen zu soliden Säulchen oder doch zu Hohlkegeln; auch ist es nicht ausgeschlossen, daß einige dieser Säulchen und Kegel, die in den Maschen entstanden, sich später von dem oberflächlichen Periderm trennen und als zackenförmige Fortsätze der Basalplatte erscheinen. In der Regel entstehen aber derartige Fortsätze der Basalplatte ganz anders.

Schon bevor die Basalplatte nachweisbar ist, treten an der Unterseite der Stolonen getrennte Skeletscherben von unregelmäßiger Gestalt reihenweise auf, von denen die Basalplatte wahrscheinlich ausgeht (Fig. 4 *sk'*); denn sobald sie sich deutlich zeigt, trägt sie eben schon auf ihrer Oberseite verschieden gestaltete Fortsätze, die in das darüber liegende Cönosark eindringen. Betrachtet man die dünne von der Schneckenschale abgelöste Hydrorhiza von der Fläche, so zeigen sich die kleinsten dieser Fortsätze als einfache Knöpfe, die sich aber bei weiterem Wachstum in gewundene Leisten und Ringel mit dunklem Zentrum verwandeln (Fig. 5). Auf senkrechten Durchschnitten der Hydrorhiza erscheinen die Leisten als dünne solide Zacken und die Knöpfe und Ringel als hohlkegelförmige Erhebungen der Basalplatte (Fig. 7), anfangs ganz niedrig (Knöpfe) und dann immer höher auswachsend, wobei ihre Höhlung sich mit der dunklen Schalensubstanz füllt (Ringel mit dunklem Zentrum). Indem nun diese Fortsätze heranwachsen und sich hier und dort durch die Leisten verbinden, entsteht auf der Oberseite der Basalplatte ein sehr unregelmäßiges Relief, das aber, abgesehen von den interstolonialen Röhrchen und Säulchen, in keiner Weise auf Reste von chitinierten Peridermröhren zurückgeführt werden kann. — Die spätere Verdickung der Basalplatte erfolgt übrigens nicht gleichmäßig, sondern in einzelnen Scheiben (Fig. 6), die allmählich zusammenstoßen und verschmelzen.

Die Unterseite der Basalplatte wird nicht nur durch das unregelmäßige Wachstum der hohlkegeligen Zacken uneben, sondern auch durch weitere Neubildungen des Skelets. Über die Beschaffenheit der dunklen Oberschicht der Schneckenschale, auf der die Hydrorhiza ruht, konnte ich bei *Podocoryne* nicht ins reine kommen; es handelt sich dabei offenbar um zerstörte Reste der Schale, worüber ich erst bei *Hydractinia echinata* Auskunft erhielt. So wie aber infolge der festen Verbindung dieser Schicht mit der Hydrorhiza von *Podocoryne* Teile von ihr in die Hohlkegel und die Röhren hineingezogen werden, so findet umgekehrt ein Eindringen des Skelets in jene seine Unterlage statt. An verschiedenen Stellen der Basalplatte wachsen chitinige Platten in die Hornschicht der Schale ein, die sich untereinander und wieder mit der Basalplatte verbinden, wodurch kleinere und größere Abschnitte der Schneckenschale abgekapselt und dadurch in den Bestand der Hydrorhiza einbezogen werden (Fig. 8 bs). Dieses letztere geschieht aber noch in größerem Umfang bei der Entstehung der weiteren Lagen der Hydrorhiza, unter der bisher allein beschriebenen erste Lage.

Die zweite Lage der Hydrorhiza entwickelt sich durch das Auswachsen der ersten Stolonen in die Tiefe. Dies kann aber natürlich nur im Anfang der Skelettbildung geschehen, bevor eine zusammenhängende Basalplatte hergestellt ist, und zwar an den Stellen, wo das basale Periderm der Stolonen noch nicht skelettiert ist. Ich sah solche Auswüchse der Stolonen sich unter der ersten Lage der Hydrorhiza ebenfalls horizontal ausbreiten, doch so, daß ein Zwischenraum zwischen beiden zurückbleibt, der natürlich von der dunklen Schalensubstanz ausgefüllt ist (Fig. 9. 10). Die Auswüchse waren aber sackartig, und ich konnte ein netzförmiges Gefüge dieser sich ausbreitenden zweiten Lage des Cönosarks auch später nicht feststellen. Da jedoch, wie ich an älteren Hydrorhizen sehe, zahlreiche derartige Cönosarkauswüchse nebeneinander entstehen (Fig. 10), mögen sie miteinander in Verbindung treten.

Ihre Skelettbildung schien mir wesentlich in der beschriebenen Weise und nur mit den durch ihre Lage bedingten Abweichungen vor sich zu gehen (Fig. 9). An jedem solchen Cönosarkschlauch entsteht außer einer 2. Basalplatte eine gleiche seitliche und eine Deckenplatte, so daß die zwischen beiden Hydrorhizalagen eingeschlossene Schalensubstanz mitten in die Hydrorhiza gerät. Die neuen Basal- und Deckenplatten tragen ebenfalls zahlreiche in das Cönosark einwachsende Zacken und Falten, die es allseitig ein-

buchten, so daß auf Durchschnitten das Bild von miteinander verschmolzenen Skeletröhren vorgetäuscht werden kann. — Ebenso wie die zweite Hydorrhizalage sind die folgenden gebildet (Fig. 10); ich fand ihrer vier übereinander.

Fassen wir zusammen, was über Entstehung und Bau des Skelets in der Hydorrhiza von *Podocoryne* berichtet wurde, so entsteht es weder aus röhrig geschlossenen chitinigen Überzügen des Stolonennetzes noch überhaupt schlechthin als eine peridermale Bildung. Allerdings sind seine Anlagen, die zahlreichen getrennten Skeletscherben und der größte Teil der Basal- und Deckenplatten, peridermalen Ursprungs; nirgends verbinden sie sich aber zu röhrigen Überzügen eines Stolonennetzes, und ihre Fortsetzungen, die das Cönosark durchsetzen und gar in die Schneckenschale hineinwachsen, können überhaupt nicht mehr ein chitinisiertes Periderm genannt werden. Da endlich Teile der Schneckenschale ganz regelmäßig in das Skeletgerüst der Hydorrhiza einbezogen und eingeschlossen werden, so ist es im ganzen ein recht heterogenes Gebilde und alles andere eher als ein zusammengeschweißtes peridermales Röhrennetz.

Die erste Anlage der Hydorrhiza von *Hydractinia echinata* besteht in den strahlenförmig vom Fuß des Hydranthen auslaufenden Stolonen (s. S. 453), die sehr bald zu einem Netzwerk verwachsen, ohne ein Periderm zu bilden. Diese Netzform der Hydorrhiza erhält sich aber nicht lange. Während die Entodermröhren zunächst unverändert bleiben, wächst das Ectoderm flächenhaft in die Maschen ein und schließt sie vollständig, worauf das Cönosark, anders als bei *Podocoryne*, eine ununterbrochene Decke bildet, die niemals von einem Periderm überkleidet wird (Fig. 15). Infolgedessen sind bei der nun folgenden Skelettbildung von *H. echinata* alle interstolonialen Skeletanlagen (Röhrchen, Säulen) und überhaupt stoloniale Peridermröhren von vornherein ausgeschlossen.

Die jüngsten Skeletanlagen von *H. echinata* fand ich an einem Stock, der auf einer *Natica*-Schale saß. Die Hydorrhiza bestand aus der völlig geschlossenen Cönosarkdecke und einer darunter befindlichen Basalplatte, die mit der Schale noch nicht verwachsen war, da sie nach der Entkalkung der letzteren sich glatt von deren Resten ablöste. Die Basalplatte schien noch nicht unterbrochen, also erst streckenweise gebildet zu sein; in den Lücken fand sich aber kein häutiges Periderm. Sie war sehr dünn und nicht eben,

sondern im senkrechten Durchschnitt wellenförmig zackig (Fig. 15); die meisten Zacken waren jedoch sehr niedrig, und nur einzelne von ihnen waren zu dickeren Kegeln ausgewachsen und drangen bis nahe an die Oberfläche des Cönosarks vor, das sie auch zu flachen Hügeln hoben. Bei der Flächenansicht im durchfallenden Licht waren nur die optischen Querschnitte der Zacken und Kegel als kleinere und größere gelbe Flecken zu erkennen, die entweder noch einzeln standen oder durch dünne Leisten zu verzweigten oder netzförmigen Figuren verbunden waren (Fig. 11). Um die Basen der Hydranthen und Polypoide ordnen sich diese Leisten strahlenförmig an (Fig. 12, 13).

Im weiteren Verlauf der Skelettbildung werden alle einzelnen Skeletscherben in die Leistenbildung einbezogen, während auch die sie tragende Basalplatte dicker und dadurch auch in der Flächenansicht kenntlich wird. Dies geschieht zuerst im Bereich der strahlig verbundenen Leisten, wodurch die schon von *Podocoryne* beschriebenen Skeletscheiben entstehen, auf denen die netzförmig verbundenen Leisten sich deutlich abheben (Fig. 14). Indem endlich die Scheiben zusammenstoßen, kommt in der obersten Lage der Hydrorhiza ein von der Basalplatte aufgewachsenes, einheitliches und durchaus wabiges Skelet zustande, in dessen Buchten das Cönosark und vor allem dessen Ectoderm eingesenkt ist.

Nach der ersten Skeletlage von *Hydractinia* entstehen mehrere andere, gerade so wie bei *Podocoryne* unter Mitbeteiligung des Cönosarks. Hier und dort erscheinen unterhalb der 1. Basalplatte inselartige Cönosarkmassen, die an einer Stelle mit dem oberflächlichen Cönosark zusammenhängen, also durch eine Lücke jener Skeletplatte hinabgewachsen sein müssen (Fig. 16). Sie werden ebenfalls allseitig von einer zackigen Skeletplatte umschlossen, doch so, daß die 1. Basalplatte zugleich die Deckenplatte der zweiten Cönosarklage bildet. Nur ausnahmsweise fand ich in dieser Decke spärliche Schalenreste eingesprengt, als Beweis, daß sie ebenso wie bei *Podocoryne* aus zwei Skeletplatten hervorgegangen war.

Innerhalb des Cönosarks der tieferen Lage wachsen aus den Zacken senkrechte Streben auf, die die 1. und die 2. Basalplatte miteinander verbinden. Auf einem senkrechten Durchschnitt durch eine solche Stelle der Hydrorhiza zeigt sich alsdann häufig ein Skeletnetz, dessen Maschen mit Cönosark gefüllt sind und das eine Lage von miteinander verschmolzenen peridermalen Skeletröhren vortäuschen kann (Fig. 17). Aber abgesehen davon, daß die schein-

baren Zwischenwände in derselben Schnittserie schwinden und wieder erscheinen, erweisen sie sich auf horizontalen Durchschnitten gleicher Stellen (Fig. 18) ganz unverkennbar als zylindrische oder leistenförmige Streben, die das Cönosark selbständig durchwuchsen und mit den durch sie verbundenen beiden Skeletplatten ein gitterartiges Gerüst bilden.

Diese selbständige, d. h. nicht peridermale Entstehung der Streben wird noch dadurch besonders bestätigt, daß die 2. Cönosarkschicht, soweit ich sah, durchweg und noch vor der Herstellung der Streben degeneriert (Fig. 16—18). Dies betrifft zuerst das Ectoderm; die Entodermröhren erhalten sich noch etwas länger, verschwinden aber schließlich ebenfalls. Die Degeneration besteht darin, daß die ursprünglichen Zellen sich zu größeren runden Klumpen zusammenballen und verschmelzen, in denen die Kerne noch eine Zeitlang sichtbar bleiben, dann aber in einer Masse von Fettkörnern verschwinden, worauf auch die ganze Substanz ihre Färbbarkeit einbüßt. An der Stelle des Zusammenhangs der 2. Cönosarkschicht mit der oberflächlichen Lage sah ich die Degeneration bis in die letztere vordringen, so daß also nicht ein vollständiger Abschluß des tieferen Cönosarks die Ursache der Degeneration sein kann. Was aber auch ihr Grund sein mag, so kann das degenerierte Cönosark an der Bildung der in ihm sich entwickelnden Skeletteile nicht in derselben Weise aktiv beteiligt sein wie ein normales Ectodermepithel an seiner Oberfläche ein Periderm absondert.

Noch deutlicher zeigt sich diese Unabhängigkeit des tieferen Skelets vom Cönosark und Periderm bei seinem Vordringen in die Schneckenschale, das ich bei *Hydractinia* noch viel häufiger als bei *Podocoryne* verfolgen konnte (Fig. 17).

Sobald die primäre Basalplatte sich zu verdicken beginnt, wird auch ihr Zusammenhang mit der darunter liegenden Schneckenschale (*Buccinum*, *Natica*) stärker, so daß nach einer schonenden Entkalkung dieser Schale ihre organischen Reste mit dem Skelet der Hydrorhiza verbunden bleiben. Auf den Durchschnitten, die ich an solchen Stücken ausführte, waren zwei Schichten gut zu unterscheiden, wenn auch eine scharfe Grenze zwischen ihnen fehlte (Fig. 16). Die obere, dem Skelet der Hydrorhiza unmittelbar angeheftete Schalenmasse, deren Identität mit der „Hornschicht“ ich bestimmt nachweisen konnte (s. u.), ist dicht und auch sehr stark färbbar¹⁾; unter ihr liegen, horizontal geschichtet, zarte, sehr

1) Alle der Schneckenschale angehörigen Teile färben sich durch

locker verflochtene Blätter, die organischen Reste der Kalkschale. Dieses blättrige Gefüge behält seine ursprüngliche Lage; die mit der Basalplatte fest verbundene Hornschicht wird dagegen in alle oft sehr ansehnlichen Einbuchtungen an der Unterseite der Platte hineinbezogen und erscheint deshalb geradezu plastisch weich, was mit ihrer ursprünglichen Beschaffenheit wenig übereinstimmt. Eine genauere Untersuchung offenbarte denn auch eine merkwürdige Verwandlung der Hornsubstanz.

Sie zeigte sich nämlich vollständig durchsetzt von teils kürzeren, teils längeren und gebogenen Schläuchen mit bald dickerer, bald dünnerer Wandung, deren Substanz sich als Cellulose ergab. Es sind also, wie mir auch von einem Botaniker bestätigt wurde, Bakterien, deren Beziehungen zu der Rindenschicht der Schale mir dadurch klar wurden, daß ich stellenweise dickere und scharf begrenzte Platten dieser Schicht antraf, deren Inneres von ganzen Ketten der Bakterien durchsetzt war (Fig. 19), die also offenbar die Hornsubstanz auflösten, vernichteten.

Eine Bestätigung dieses Zusammenhangs fand ich ferner an einer *Neptunea*-Schale, die weder einen Polypen trug, noch eine Schnecke enthielt und deren Hornschicht ziemlich zerstört war. Nachdem diese letztere durch Auflösung der Kalkschale freigelegt war, zeigten sich unter dem Mikroskop viele rundliche Lücken, ausgefüllt mit ähnlichen Organismen wie die beschriebenen Bakterien, die vom Rande der Lücken strahlenförmig in die Hornsubstanz eingewachsen waren. Es folgt aus diesem Befunde, daß an den Schneckenschalen, die den Zusammenhang mit den lebenden Schnecken eingebüßt haben, die Hornschicht von Bakterien zerfressen und vernichtet wird; und da die von Paguriden bewohnten und Hydropolypen tragenden Schneckenschalen in demselben Sinne „tot“ sind, versteht es sich, daß sie ebenfalls der Zerstörung durch Bakterien anheimfallen.

Eine solche von Bakterien zerfressene und durchsetzte Hornschicht erhält natürlich eine einigermaßen breiige Konsistenz, infolgedessen sie von der Basalplatte des aufsitzenden Polypen, der sie fest anhängt, in deren Aushöhlung hineingezogen werden kann und dann eine außerordentlich wechselnde Mächtigkeit zeigt. Die ganz dünnen Stellen verschwinden unmerklich; in die dicken Massen der

Hämatoxylin deutlich violett, während das Cönosark der Hydrorhiza gleichzeitig rein blau erscheint.

zerstörten Hornschicht wächst aber das chitinige Skelet in Zacken und Leisten gerade so hinein wie in das Cönosark darüber, wiederholt also die schon beschriebene Gitterbildung, mit dem Unterschied, daß die Hohlräume statt mit Cönosark mit den breiigen Resten der Hornschicht der Schneckenschale gefüllt sind. Natürlich kann dies ebenso schon unter der ersten wie unter der zweiten Cönosarkschicht geschehen; unter allen Umständen haben aber solche in die Schnecken- schale eindringenden Skeletbildungen, selbst wenn sie stellenweise wirklich röhrlige Hohlräume schaffen sollten, mit peridermalen Skelet- röhren nichts zu tun.

Wie bei *Podocoryne* finden sich auch bei *Hydractinia* unter der Basalplatte und stellenweise mit ihr verbunden dünne Chitinblätter in mehrfachen Lagen übereinander, die innerhalb der Hornschicht zu entstehen scheinen, da Reste von ihr darüber und darunter an- zutreffen sind (Fig. 17). Doch sind die Zwischenräume zwischen den Blättern leer, so daß mir ihre Entstehung nicht klar wurde. Jeden- falls sind es Fortsetzungen des ursprünglichen Skelets und ganz be- sonders geeignet, die Vorstellung von Skeletröhren zu beseitigen.

Die beschriebenen Hydrorhizen von *Stylactis inermis*, *Podocoryne carnea* und *Hydractinia echinata* stellen drei ineinander übergehende Umbildungsstufen sowohl des einfachen, bei so vielen anderen Athe- cata vorkommenden Stolonennetzes als auch des zugehörigen Skelets dar, die bisher recht ungenau beobachtet und beschrieben waren. Wie wir sahen, sollte *Stylactis* ein einfaches, von einem gleich- mäßigen und doch wohl häutigen Periderm überzogenes Stolonen- netz besitzen, das bei *Podocoryne* und *Hydractinia* in der oberfläch- lichen Schicht zu einem ununterbrochenen Cönosark verschmolzen wäre, in der Tiefe aber netzförmig erhalten bliebe, während das Skelet ausschließlich aus den zusammenstoßenden chitinigen Peri- dermröhren bestände. Dies ist nach meinen Befunden nicht richtig.

Um nur das Wesentliche hervorzuheben, so verschmilzt das Stolonennetz schon bei *Stylactis* in geringem Grade, bei *Podo- coryne* in der oberflächlichen Lage noch immer unvollständig und erst bei *Hydractinia* vollkommen, während tiefere Stolonennetze in den beiden letzteren Gattungen zu fehlen scheinen. Das Skelet ist weder in der Anlage noch im fertigen Zustand ein peridermales Röhrennetz, sondern entsteht 1. aus zahlreichen peridermalen Skelet- scherben, die hauptsächlich die horizontale Basalplatte bilden, und

2. aus deren selbständigen Fortsetzungen, die ohne Anlehnung an Stolonen in das Cönosark und in die Schneckenschale hineinwachsen und ein Gitterwerk herstellen, in das Teile der Schneckenschale mit einbezogen werden. Die Verschiedenheiten der Hydrorhizen der 3 Gattungen können folgendermaßen kurz zusammengefaßt werden.

1. Typus. Das Stolonennetz nur stellenweise in geringem Grade verschmolzen, von einem häutigen Periderm umschlossen, worin getrennte kleine aber noch unvollkommene Skeletanlagen entstehen — *Stylactis inermis* (Fig. 3).

2. Typus. Das Stolonennetz verschmilzt im ganzen zu einem zusammenhängenden Cönosark, in dem jedoch einzelne Unterbrechungen (Maschen) zurückbleiben und das von einem häutigen Periderm bedeckt wird. Die peridermalen Skeletanlagen der Unterseite verwachsen zu einer kontinuierlichen Basalplatte, aus der die Skeletauskleidungen jener Maschen bis zum oberflächlichen weichen Periderm aufsteigen und ferner durch selbständige Fortsetzungen in das Cönosark und in die Schneckenschale ein Gitterwerk herstellen. — In derselben Weise veranlaßt das stellenweise aus der ersten Lage hinabwachsende Cönosark die Bildung weiterer Skeletlagen — *Podocoryne carnea* (Fig. 7—10).

3. Typus. Das Stolonennetz verwandelt sich in ein ununterbrochenes nacktes Cönosark, an dessen Unterseite die Basalplatte mit den selbständigen Fortsetzungen in das Cönosark und in die Schneckenschale wie bei *Podocoryne*, nur ohne die interstolonalen Peridermröhren und -säulen, entsteht — *Hydractinia echinata* (Fig. 15 bis 17).

Diese 3 Typen der Hydrorhiza sind im ganzen recht geeignet zu einer systematischen Einteilung der Hydractiniinen, falls sich ihre Arten in jene 3 Kategorien einreihen lassen. Dies ist aber zurzeit, angesichts der meist unvollständigen Beschreibung der Hydrorhiza der einzelnen Species, nur in beschränktem Maße möglich. Für die hier berücksichtigten Arten von *Stylactis* und *Podocoryne* könnte man vorläufig annehmen, daß sie sich hinsichtlich ihrer Hydrorhiza sämtlich den beiden ersten Typen anschließen; eine entsprechende Übereinstimmung aller *Hydractinia*-Arten mit *H. echinata* besteht aber nicht.

Nach den Abbildungen zu schließen, dürfte allerdings die Mehrzahl der *Hydractinia*-Arten die gleiche Hydrorhiza wie *H. echinata* besitzen. Ich sehe dabei davon ab, daß das Cönosark von *H. pruvoti*, *H. spiralis*, *H. angusta*, *H. pacifica* und *H. fucicola* von einem

häutigen Periderm bedeckt ist. Denn dieses zum Teil nicht einmal sichere Merkmal¹⁾ ist für sich allein recht untergeordnet. Dagegen konnte ich an einigen, allerdings schlecht erhaltenen Proben von *H. pacifica* feststellen, daß ihre Hydrorhiza sich wesentlich so wie diejenige von *Podocoryne* verhält, d. h. daß sie außer dem oberflächlichen Periderm reichliche Durchbohrungen des Cönosarks durch zurückgebliebene Maschen des Stolonennetzes und deren röhrlige Skeletauskleidungen enthält. Ob aber infolgedessen die *H. pacifica* als *Podocoryne* zu bezeichnen wäre, hängt davon ab, ob nach der unvollständigen Kenntnis vom Bau der übrigen Hydrorhizen dieses Gattungsmerkmal überhaupt brauchbar ist.

Dafür scheint mir nun ausschlaggebend zu sein, daß die 3 Typen nicht einfach zusammenhangslos verschiedene Bildungen, sondern drei progressive Entwicklungsstufen der zwei Hauptbestandteile, der Stolonen und des Skelets, darstellen²⁾ und daß ferner diese Stufen auf die 3 bekanntesten Vertreter der 3 Gattungen verteilt beobachtet wurden. Ich halte es daher für das Wahrscheinlichste, daß alle Arten der Hydractiniinen zu einem dieser Typen gehören und demnach in jene Gattungen einzuteilen sind.

Die Stacheln.

Diese besonders charakteristische Bildung der Hydractiniinen steht durch ihr Skelet in engster Beziehung zur Hydrorhiza; da jedoch nach dem Vorgange von GROBBEN (1875) die Stacheln allgemein als Schutzpolypen und daher als Seitenstücke der Wehrpolypen angesehen werden, müßten sie wenigstens genetisch zu den selbständigen Personen des Stockes gerechnet werden. Nach meinen Befunden gilt dies aber nur für einen Teil der Stacheln; denn tatsächlich kommen bei den Hydractiniinen zwei nach Bau und Entwicklung durchaus verschiedene Arten von Stacheln vor, die ich bei *Hydractinia echinata* nebeneinander antraf.

1. Die Peridermstacheln (Fig. 20, 21) sind daran leicht zu erkennen, daß es peridermale Skeletüberzüge von geschlossenen und tentakellosen Polypoiden sind, die morphologisch zweifellos den Wehrpolypen an die Seite zu stellen sind. Wenn sie, wie in der

1) Bei *H. pruroti* soll es gelegentlich bis zur Unkenntlichkeit dünn sein, und bei *H. fucicola* wird seine Existenz ebensowohl bestritten wie behauptet (BONNEVIE, 1898; MOTZ-KOSSOWSKA, 1905).

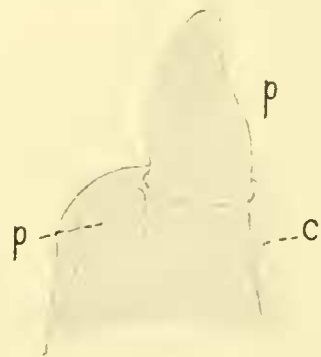
2) Das oberflächliche Periderm scheidet als variables Element aus der Diagnose aus.

Regel, einzeln stehen, erscheinen sie kegelförmig; ihr hohler Weichkörper erhebt sich als senkrechter Auswuchs einer Entodermröhre des Cönosarks und ihrer ectodermalen Hülle, und der untere Rand ihres Skeletüberzuges ruht auf den mit ihm verbundenen Zacken und Leisten der Basalplatte. Wie schon erwähnt, sind die stacheltragenden Skeletstücke strahlig angeordnet. Da bei *H. echinata* ein oberflächliches Periderm fehlt, so entwickelt sich das peridermale Skelet solcher Stacheln im Anschluß an das tiefere Skeletgerüst der Hydrorhiza und durchbricht das Cönosark, wie ich es sehr anschaulich an einer Gruppe von 3 auf verschiedenen Entwicklungsstufen stehenden Stacheln beobachten konnte.

In der Fig. 20 sieht man links einen kleinen, aus dem Cönosark emporgewachsenen hohlen und zweischichtigen Schlauch, noch völlig nackt und mit geschlossenem tentakellosen, aber etwas angeschwollenen Ende. Er konnte nur zu einem Stachelpolypen bestimmt sein, da Hydranthen dieser Größe viel dicker sind und bereits Tentakelanlagen besitzen. Daneben steht ein ausgewachsener Stachelpolyp, dessen distales Ende — vielleicht abnormerweise — abgeplattet ist; ein mäßig verdicktes Periderm überdeckt ihn vollständig. Dieses ist am distalen Ende weich und leicht färbbar, abwärts aber schon chitiniert und teils mit den dicken Zacken der Basalplatte, teils mit dem anstoßenden fertigen und dicken Chitinüberzug eines 3. Stachels verbunden. Daß diese Überzüge der Peridermstacheln nicht einfache Fortsetzungen des tieferen Skelets sind, sondern unabhängig von ihm entstehen, ergibt sich sowohl aus ihrer weichen Anlage als auch daraus, daß bei der Ansicht durchsichtiger Stücke von oben her ihre Basis als vollkommener Ring auf den sternförmig zusammenlaufenden Skeletleisten erscheint.

Fig. B. *Hydractinia echinata*.

Zwei zusammengewachsene Peridermstacheln (*p*).
c das sie umschließende Cönosark.



Diese glatten Peridermstacheln behalten ihre erste Kegelgestalt in der Regel wohl dauernd; sobald aber 2 oder 3 dicht nebeneinander stehende Stacheln miteinander verwachsen, entstehen größere stumpfe Stacheln mit aufwärts gerichteten Spitzen (Textfig. B), was vielleicht zu ähnlichen zackigen Formen hinüberführt, die für die 2. Art von Stacheln bezeichnend sind. Auch ziehen die Periderm-

stacheln bisweilen die weiche, ihren Fuß umgebende Cönosarkdecke mit sich in die Höhe, so daß zuletzt nur die Spitze des Stachels aus seinem weichen Mantel hervorragt. Es ist daher an älteren Stacheln ohne Untersuchung ihrer weichen Einlage oft kaum möglich festzustellen, auf welche Weise sie entstanden.

2. Die Basalstacheln (Fig. 21—23). Diese 2. Art von Stacheln der *H. echinata* ist nach ihrer Entstehung mit den Peridermstacheln gar nicht vergleichbar; sie werden nicht durch Polypoiden hervorgerufen, sondern durch selbständige Erhebungen einzelner Stellen der Basalplatte, was in ihrem Namen angedeutet sein soll. Die erste Anlage eines solchen Stachels unterscheidet sich von den gewöhnlichen Zacken der Basalplatte nur durch ihre außerordentliche Länge, wodurch der noch solide Stachel das über ihm befindliche Cönosark weit über dessen allgemeines Niveau hebt und ausstülpt (Fig. 21). Bei seinem weiteren Wachstum zieht er die ihn umkreisende Basalplatte mit in die Höhe, so daß ein Hohlkegel entsteht, geradeso wie eine weiche Gewebsschicht infolge einer lokalisierten Wucherung sich zu einem Hohlkegel ausstülpt (Fig. 22). Die Cönosarkdecke spielt dabei eine durchaus passive Rolle und wird bloß durch den sie hebenden Skeletkegel in einen Überzug desselben verwandelt.

Infolge dieser Entstehung der Basalplatte ist natürlich die Außenfläche ihres Skelets niemals glatt wie an den Peridermstacheln, sondern mit aufwärts gerichteten Zacken oder Leisten besetzt, die bei stärkerem Wachstum sich miteinander verbinden und ein Gitterwerk bilden (Fig. 23), wie ich es schon von dem Skelet der flächenhaft ausgebreiteten Hydrorhiza beschrieb. Ebenso werden die äußeren gruben- und rinnenförmigen Vertiefungen jenes Gitterwerks vom Cönosark (Ectoderm und Entodermröhren) ausgefüllt. Der ursprüngliche Innenraum des Hohlkegels beherbergt dagegen statt eines Polypoids, wie ihn die Peridermstacheln als die eigentliche Grundlage ihrer Bildung umschließen, jenes schon beschriebene Gemenge von aufgelöster Schalensubstanz und Bakterien. Und auch diese Substanz wird mehr oder weniger von leisten- oder säulenförmigen Fortsätzen des anstoßenden Skelets durchzogen, wodurch eine zweite Etage des Gitterwerks entsteht, die aber durch ihre heterogene Füllmasse von der ersten Etage grundsätzlich abweicht. — Niemals traf ich einen Basalstachel, der ohne eine Ausbuchtung der Basalplatte, also ohne jede Einlagerung von Schalensubstanz, bloß durch das Wachstum des obersten Gitterwerks entstanden wäre.

Aus diesen Beobachtungen tritt der Unterschied der beiderlei Stacheln von *H. echinata* deutlich hervor. Die Peridermstacheln sind durch ein starkes und chitinisirtes Periderm geschützte Polypoide, die sich morphologisch den übrigen Stockindividuen anreihen und andererseits auch ohne ein Basalskelet der Hydrorhiza wenigstens denkbar wären (s. u. *Podocoryne*); die Basalstacheln sind dagegen ohne jede Beziehung zu Polypoiden vor allem integrierende Teile der mit einem Basalskelet versehenen Hydrorhiza, die sogar Bestandteile der den Stock tragenden Schneckenschale in sich einbeziehen. Daher ist es auch klar, daß nur die Peridermstacheln als Schutzpolypen aufgefaßt werden könnten, während dieser Name bei den Basalstacheln völlig unangebracht ist. Sie können nicht einmal als Schutzorgane angesehen werden, da sie das zu schützende Cönosark mit den event. daraus hervorstachsenden Hydranthen nicht irgendwie verdecken, sondern umgekehrt hochheben und etwaigen Schädlichkeiten besonders aussetzen. Aus der Beobachtung ergibt sich vielmehr unmittelbar die natürliche Erklärung, daß die Basalplatten eine über die Unterlage des Stockes hinausgehende Ausbreitung und Oberflächenvergrößerung seines Cönosarks herbeiführen, also dasselbe leisten wie eine Verzweigung des Stockes.

Das Vorkommen oder Fehlen von Stacheln ist in keiner Richtung ein brauchbares Unterscheidungsmerkmal der Gattungen und Arten der Hydractiniinen. In der Gattung *Stylactis* und bei *Podocoryne inermis* fehlen sie vollständig und bei einigen Hydractiinen wenigstens gelegentlich. So habe ich sie bei *H. pacifica* nur auf einem Stöckchen in geringer Zahl angetroffen, auf anderen Stöckchen ebenso wie HARTLAUB (1905) vermißt; nach MOTZ-KOSSOWSKA (1905) soll sich bei *H. fucicola* dieselbe Variabilität wiederholen, mit der Maßgabe, daß das auf *Balanus* sitzende Stöckchen stachellos blieb, beim Übergang auf ein *Sertularella*-Stämmchen aber zahlreiche Stacheln entwickelte.

Aber auch das ständige Vorkommen von Stacheln in der Mehrzahl der Arten von *Podocoryne* und *Hydractinia* läßt sich kaum verwerten, solange die beiden völlig heterogenen Arten von Stacheln nicht auseinander gehalten werden, was eben bisher aus Unkenntnis ihrer verschiedenen Entwicklung unterblieb.

Podocoryne carnea erzeugt, soweit ich sehe, ausschließlich Peridermstacheln, deren Chitinüberzug ebensowohl in das oberflächliche

Periderm der Hydrorhiza wie in das innere Skelet übergeht (Fig. 24). An jungen netzförmigen Hydrorhizen kommen bereits Peridermstacheln mit einem noch nicht chitinierten Überzug vor, der als eine einfache Ausstülpung der allgemeinen Peridermdecke erscheint — ein weiterer Beweis, daß das Skelet der Peridermstacheln mit demjenigen der Hydrorhiza genetisch nicht zusammengehört. Merkwürdigerweise traf ich nicht selten 2 ineinander geschobene Stacheln, von denen der äußere aus der ersten, der innere aus der zweiten Lage der Hydrorhiza entsprang (Fig. 24). Die anderen stacheltragenden *Podocoryne*-Arten besitzen allem Anschein nach ebenfalls nur Peridermstacheln.

Zweierlei Stacheln sind bisher nur bei *H. epiconcha* beschrieben worden (STECHOW, 1909), nämlich erstens glatte hohe Stacheln, die offenbar peridermale sind, und zweitens kleine zackige Stacheln, die aber wegen ihrer ausdrücklich angegebenen weichen Beschaffenheit kaum die von mir beschriebenen Basalstacheln sein können. — Ein Peridermstachel wurde von *H. pruvoti* abgebildet (MOTZ-KOSSOWSKA, 1905); und ebenso fand ich bei *H. pacifica* nur Peridermstacheln, was wohl auch die „glatten“ Stacheln von *H. parvispina* (HARTLAUB, 1905) sein werden. Dagegen ist der von HARTLAUB (1904) abgebildete Stachel von *H. angusta* zweifellos ein Basalstachel. Endlich bilden die oft gegabelten und hydranthenträgenden Stacheln von *H. monocarpa* (ALLMAN, 1874) unverkennbar den Übergang von den einfachen Basalstacheln der *H. echinata* zu den großen und vielfach verzweigten Basalstacheln von *H. sodalis* (STECHOW, 1909).

Nach allen diesen Angaben ist es anzunehmen, daß bei *Hydractinia* entweder nur Peridermstacheln oder Basalstacheln oder beide nebeneinander vorkommen. Nimmt man dazu, was vorher über die Stachelbildung festgestellt wurde, so läßt sich nur sagen, daß sie erst innerhalb der Gesamtgruppe begann und dann ohne bestimmte Beziehungen zu Gattungen und Arten fortschritt. Anfangs handelte es sich wahrscheinlich nur um Peridermstacheln, dann trat daneben oder statt dessen in scheinbar regellosem Wechsel die ganz heterogene Bildung der Basalstacheln auf. Unter allen Umständen sind die Stacheln durchaus variable Merkmale der Hydractiniinen.

Die Gonanthen.

Sie sitzen in der Regel kranzförmig an den Blastostylen und nur in wenigen Arten unmittelbar an der Hydrorhiza (s. o.). Selten entwickeln sie sich zu vollständigen, sich ablösenden Medusen, meist

bleiben sie sessil. Ihr Bau und ihre Entwicklung wurden in der Regel nicht untersucht, auch wenn sie als „Sporosacs“ bezeichnet wurden. Auch meine eigenen Beobachtungen erstreckten sich nur auf wenige Arten (*Podocoryne carnea*, *Stylactis inermis*, *Hydractinia echinata*, *H. sodalis*, *H. pacifica*); immerhin brachten sie manche Ergänzungen und neue Befunde, die für die Geschichte der Gonanthen nicht ohne Bedeutung sind.

1. *Podocoryne*.

P. carnea erzeugt freie Medusen, von deren Entwicklung meine Untersuchungen über die Geschlechtsindividuen der Hydromedusen ausgingen (GOETTE, 1907). Nachdem ich selbst die Übereinstimmung der Ontogenese einiger anderer Hydromedusen mit der erstgenannten festgestellt hatte und diese Befunde von anderer Seite bestätigt sind (HADZI, 1909; KÜHN, 1910; DELSMAN, 1911), kann ich den Gang dieser Medusenentwicklung als bekannt voraussetzen und beschränke mich daher auf eine kurze Erläuterung.

Nachdem durch meine Untersuchungen die irrige Annahme einer Entoderm-lamelle in der ersten Entwicklung der Meduse beseitigt war, kommen für den Medusenbau nur zwei embryonale Hauptanlagen in Frage, der hohle und geschlossene, durch den entodermalen Spadix eingebuchtete Glockenkern und die ihn peripher umgebenden Radialschläuche. Das nur mit diesen Teilen ausgestattete Embryonalstadium, das uns noch in anderen Keimträgern begegnen wird, nenne ich ein Medusoid.

Jene beiden Primitivorgane sind aber keine definitiven Bildungen, sondern nur Anlagen, die sich in die zahlreichen Einzelteile der fertigen Meduse (Radialkanäle, Ringkanal, Umbrellarplatten, Glockenhöhle mit Glockenmund und Velum usw.) verwandeln und gliedern.¹⁾ Das embryonale Medusoid ist also die ontogenetische Vorstufe des eigentlichen Medusenbaues.

P. areolata. Die aus der Hydrorhiza hervorknospenden freien Medusen dieser Species sind denen von *P. carnea*, wie es scheint, in allen Stücken gleich und dürften sich daher ebenso wie diese entwickeln. — *P. denhami* erzeugt ebenfalls Medusen, die jedoch sessil bleiben; *P. inermis* trägt dagegen sessile Gonanthen von der Form des oben beschriebenen Medusoids.

1) Die noch immer übliche Verwechslung von Radialschläuchen und Radialkanälen bezeugt die geringe Aufmerksamkeit, die man der Ontogenese schenkt.

2. *Stylactis*.

St. affinis. Ihre ziemlich vollkommenen Medusen bleiben nach STECHOW (1912) wahrscheinlich sessil.

St. inermis, ♀. Der Entdecker dieses Polypen, ALLMAN (1872), bezeichnet dessen sessile Gonanthen als Sporosacs, d. h. geschlossene Keimkapseln, über deren Bau und Entwicklung wir aber nichts weiter erfahren. Nach meinen Beobachtungen verläuft ihre Ontogenese folgendermaßen.

Die ersten Veränderungen der jungen Knospen stimmen wesentlich mit denen überein, die von der Ontogenese der Medusen bekannt sind (Fig. 25, 26, 33). Während der solide und alsbald vierkantige Glockenkern sich vom Scheitel der Knospe ins Innere ein senkt, wachsen um ihn 4 Radialschläuche mit engen Lichtungen in die Höhe und bis an seine Wurzel; früh zeigen sich Eizellen im Entoderm. Der Glockenkern beginnt alsdann sich vom Ectoderm abzuschnüren, verbreitert sich aber nach unten; zugleich dringt ein solider axialer Zapfen des Entoderms in seinen Boden (Fig. 27). Deshalb ist die alsbald erscheinende Lichtung des Glockenkerns kegelförmig gebogen mit dünnerer Decke und einem dicken Boden, der einen Überzug des Spadix darstellt (Fig. 28—30). Gleichzeitig treten die Eizellen in diesen Überzug des Spadix oder den früheren Boden des Glockenkerns über, wodurch er zu ihrer Reifungsstätte oder zum Keimlager wird.

Die unterdessen stark abgeplatteten Radialschläuche, deren Lichtungen bald zu schwinden beginnen (Fig. 34—36), rücken in dem Maße, wie die Wurzel des Glockenkerns sich weiter abschnürt, gegen den Scheitel der Knospe vor und vereinigen sich dort nach der vollständigen Ablösung der Wurzel vom Ectoderm (Fig. 31). Damit wird auch der Höhepunkt der fortschreitenden Entwicklung überschritten. Denn nun schwinden allmählich die Radialschläuche (Fig. 32), dann die Außenschicht oder Decke des Glockenkerns, endlich auch seine spaltförmige Höhlung, so daß die großen Eizellen, die rings um den inzwischen ausgehöhlten Spadix liegen, nach außen scheinbar das Ectoderm berühren, während auch das Keimlager zwischen ihnen unkenntlich wird (Fig. 37).

Dies ist der Zustand der Gonanthen von *Stylactis inermis*, den ALLMAN abgebildet und „Sporosac“ genannt hat. Es ist aber klar, daß in diesem Reifezustand der Gonanthen nicht ihr typischer Bau erblickt werden kann; dieser zeigt sich vielmehr vor dem Beginn

der allgemeinen Auflösung des ganzen Gonanthen, wann namentlich die Radialschläuche noch intakt sind und der Gonanth das Bild des Embryonalstadiums der Meduse darbietet, das ich als Medusoid bezeichnete (s. o.).

3. *Hydractinia*.

In dieser artenreichen Gattung ist die Verschiedenheit der Gonanthen besonders groß, obgleich ihr Bau und ihre Entwicklung nur in wenigen Arten und auch nicht immer vollständig bekannt geworden sind. Die Arten, von deren Gonanthen wir nichts erfahren oder doch nur, daß sie sessil oder Sporosacs seien (s. o.), sind: *H. sarsi*, *H. humilis*, *H. minuta*, *H. carica*, *H. monocarpa*, *H. milleri*, *H. parvispina*, *H. angusta* (s. Tabelle). Die übrigen hier verzeichneten Hydractinien lassen sich nach der Bildung ihrer Gonanthen in mindestens 5 Gruppen verteilen.

H. borealis. Nach den Beobachtungen M. WAGNER's, die MERESCHKOWSKY (1878) veröffentlichte, besitzen die weiblichen Gonanthen dieser Art außer dem Außenectoderm und dem einfachen Entodermschlauch keine weiteren Anlagen, weder ein Parectoderm (Glockenkern) noch Radialschläuche oder eine Entodermmlamelle. Sie wären daher nach der Bezeichnung von BONNEVIE „Styloide“, in denen ähnlich wie bei *Eudendrium* je ein Ei zwischen dem Ectoderm und den Entodermschlauch liegt. MERESCHKOWSKY nennt den letzteren „Spadix“, in Anlehnung an ALLMAN, der diesen Namen sowohl auf den ganzen ursprünglichen Entodermschlauch als auch auf die Auskleidung des Manubriums der Medusen anwandte. Ich habe aber schon früher (1907) auseinandergesetzt, daß dies irreführend und inkonsequent ist und daß es sich aus sachlichen Gründen empfiehlt, nur die entodermale Auskleidung eines Manubriums Spadix zu nennen.

Schließlich muß ich noch bemerken, daß die Beschreibung MERESCHKOWSKY's sich nur auf optische Durschnitte ganzer Gonanthen bezieht und es daher nicht ausgeschlossen ist, daß bei einer solchen Untersuchung der eine oder andere Teil übersehen wurde. In diesem Falle wären unsere Styloide in einen der nächstfolgenden Gonanthentypen einzureihen.

H. echinata. Bekanntlich sind die Gonanthen dieser Art zuerst von E. VAN BENEDEN (1874) ontogenetisch untersucht worden, und zwar an Exemplaren, die bei Ostende gefunden waren. Er stellte fest, daß vom Scheitel der jungen Knospen ein ectodermaler Pfropf

so in das Entoderm einwächst, daß er von einem ringförmigen Wall des Entoderms umfaßt wird. Während er sich in eine zweischichtige Kalotte verwandelt, deren Rand stetig hinabwächst, wird der Entodermwall in demselben Maße zu einer dünnen Schicht, der bekannten Entoderm-lamelle, ausgedehnt, die sich zuletzt am Scheitel zwischen Ectoderm und Kalotte kuppelförmig schließt. In den älteren Gonanthen verschwinden die Kalotte und die Entoderm-lamelle vollständig.

WEISMANN (1883) bestätigt diese Angaben VAN BENEDEN's an holländischem Material, ergänzte sie aber durch den Nachweis, daß männliche und weibliche Keime im Entoderm entstehen und dann in die Kalotte einwandern. — BUNTING (1894) erwähnte in ihrer Beschreibung der amerikanischen *H. echinata* die Entoderm-lamelle der Gonanthen überhaupt nicht, geht auch auf die ganze hier behandelte Frage gar nicht ein; in der sehr klaren Abbildung eines Durchschnittes durch eine junge Knospe zeigt sich jedoch eine zweischichtige Ectodermkalotte ohne Spur einer Entoderm-lamelle (a. a. O., fig. 10). — Es folgte nun meine Arbeit, in der ich die Entwicklung der Gonanthen einer *H. echinata* aus der Nordsee (ohne bestimmten Fundort) vollständig darstellte (GOETTE, 1907). Ich fand, daß dort eine Entoderm-lamelle tatsächlich fehlt, indem die ectodermale zweischichtige Kalotte (Glockenkern, WEISMANN, Par-ectoderm, GOETTE) sich zwischen dem Ectoderm und dem einfachen Entodermschlauch abwärts ausbreitet.

Endlich hat DELSMAN (1911) nach Untersuchungen der *H. echinata* von der holländischen Küste den Befund VAN BENEDEN's wiederum bestätigt, so daß gegenüber den übereinstimmenden Angaben von VAN BENEDEN, WEISMANN und DELSMAN meine Behauptung, daß die Entoderm-lamelle bei *H. echinata* fehle, als eine irrige erscheinen mußte. Und doch trifft dies nicht zu, sondern der Widerspruch löst sich, wie sich sofort zeigen wird, in einer Weise, die gar nicht voranzusehen war.

Nachdem ich meine alten Präparate noch einmal geprüft und dabei nicht den geringsten Anlaß zu einer Korrektur meiner früheren Beschreibung gefunden hatte, unternahm ich eine Untersuchung an frischem Material von *H. echinata* aus Helgoland und aus einer weiter nördlich gelegenen Gegend der Nordsee. Der Erfolg war im wesentlichen eine vollkommene Bestätigung meiner früheren Angaben.

In den männlichen Stöcken zeigten die jüngsten Gonanthen-

knospen am Scheitel eine ganz kleine und solide Anlage des Parectoderms, die sich kapselförmig der runden Entodermkuppel anschloß, in der Mitte ihrer Außenseite mit dem Ectoderm noch unmittelbar zusammenhing, seitlich aber von ihm getrennt und ihm nur bis an ihren scharfen Rand eng angeschlossen war (Fig. 56). Bisweilen erschien die parectodermale Kapsel etwas zur Seite verschoben und ihre Wurzel im Ectoderm asymmetrisch gelagert; auch löst sich der Zusammenhang von Ectoderm und Parectoderm zu verschiedener Zeit, bald früher, bald später. Die vollständige Trennung beider Teile wird durch die zwischen ihnen ununterbrochen verlaufende scharf konturierte Grenzmembran gekennzeichnet.

Darauf rückt der scharfe Rand des Parectoderms in den Spalt-raum zwischen Ectoderm und Entoderm immer weiter abwärts, wobei seine Kappenform stets auffälliger wird (Fig. 58). Zugleich spaltet es sich in zwei Blätter, die am Rande in Zusammenhang bleiben und anfangs von gleicher Dicke sind; bald verdünnt sich aber das Außenblatt außerordentlich (Deckschicht), während die Innenschicht die im Entoderm entstehenden Samenzellen in der früher geschilderten Weise (GOETTE, 1907) aufzunehmen beginnt (Fig. 59). So entsteht aus der Vereinigung von Samenzellen und dem sie als Keimlager umgebenden Parectoderm der kappenförmige Hoden, der den Entodermschlauch zuletzt vollständig überdeckt und über dem die Deckschicht allmählich verschwindet (vgl. Fig. 61 c). Infolge des fortdauernden Wachstums des Hodens wird der ursprüngliche Entodermschlauch, den ich im Beginn der Hodenbildung stets sehr weit und oft geradezu blasenförmig fand, stark zusammengedrückt. Seine Bezeichnung als „Spadix“ ist aber nach dem früher Gesagten (s. S. 471) unangebracht.

Die beschriebene kappenförmige Anlage des Parectoderms war in meinem Material die Regel; einmal fand ich aber diese Anlage als kuglige Masse in die dicke Entodermkuppe eingesenkt und daher von einem Wall der letzteren umgeben, wie es E. VAN BENEDEN als regelmäßige Bildung angegeben hat (Fig. 57). Es ist möglich, daß dadurch die Entstehung einer Entoderm-lamelle eingeleitet war; in diesem Fall wäre jedoch die Bildung einer solchen Lamelle in meinem Material eine Ausnahme gewesen.

An den weiblichen Stöcken meines Materials habe ich nur wenige Gonanthen aus der ersten Entwicklungsperiode angetroffen; immerhin bestätigten sie meine frühere Beschreibung solcher Keimbehälter. Die frühzeitig in ihrem Entoderm heranwachsenden Ei-

zellen drücken seine Epithelzellen zum Teil bis zur Unkenntlichkeit zusammen und wölben sich nach außen vor, wodurch die Grenze des Entodermschlauchs unregelmäßig und undeutlich und andererseits das Parectoderm sehr früh zu einer dünnen Kapsel zusammengepreßt wird, an der die zwei Blätter nicht zu unterscheiden sind (vgl. dagegen *H. sodalis*, Fig. 62). Der Übertritt der Eizellen in das Parectoderm und die übrige Ausbildung der weiblichen Gonanthen zeigten nichts, was ich nicht schon früher beschrieben habe.

Das Ergebnis dieser neuen Untersuchung der Gonanthen von *H. echinata* bestätigt also, wie gesagt, durchaus meine früheren Angaben, daß diese Keimträger eine Entodermlamelle regelmäßig entbehren und daß ihr Parectoderm das gesamte Entoderm kappenförmig überzieht, also nicht als Glockenkern anzusprechen ist. Auch wird man es verständlich finden, daß ich, als ich diese Tatsache zuerst feststellte, die widersprechenden Beobachtungen VAN BENEDEN'S und WEISMANN'S für irrig erklärte, in der sehr natürlichen Voraussetzung, daß die beiderlei verschiedenen Befunde nicht gleichzeitig zu Recht bestehen könnten. Merkwürdigerweise habe ich mich bei dieser Voraussetzung geirrt, gerade so wie DELSMAN, als er durch seine Bestätigung VAN BENEDEN'S mich widerlegt zu haben glaubte.



Fig. C. *Hydractinia echinata*.

2 optische Durchschnitte von weiblichen Gonanthen,
a ohne Entodermlamelle (Sporosac), b mit einer solchen (Pseudomedusoid).
Kopie nach E. VAN BENEDEN (1874).

pa Parectoderm. en von Eizellen durchsetztes Entoderm. l Entodermlamelle.

Es ist bisher ganz allgemein unbeachtet geblieben, daß schon VAN BENEDEN (1877) jene beiden Formen der Gonanthen in denselben Stücken nebeneinander gesehen hat (Textfig. C). Nachdem er die mit der Bildung einer Entodermlamelle verbundene Entwicklung der Gonanthen beschrieben hatte, fährt er fort (a. a. O., p. 45): „Quelquefois l'organe testiculaire [Parectoderm] ne se pédiculise pas. Le bourgeon cellulaire de l'ectoderme s'étale dès le début et l'ento-

derme ne s'insinue pas entre le bourgeon testiculaire et l'ectoderme. Les lames médusoides [Entoderm-lamelle] manquent alors et la lame testiculaire s'applique immédiatement à la face interne de la lame hyaline sous-ectodermique. J'ai trouvé quelquefois des sporosacs constitués de cette manière chez les Hydractinies femelles (tab. 1 fig. 16)".

VAN BENEDEN selbst hat sich über diese abweichend gebauten Gonanthen seines Materials nicht weiter geäußert, und sie mochten, solange nichts anderes bekannt war, als gelegentliche und unwesentliche Ausnahmen gelten. Seitdem ich aber dieselbe Form bei der weiter nördlich vorkommenden *H. echinata* nicht ausnahmsweise, sondern in wiederholten Untersuchungen und an Stöcken verschiedener Herkunft regelmäßig — vorbehaltlich einer möglichen Ausnahme (s. S. 473) — antraf, gewinnt sie eine ganz andere Bedeutung. In diesen Fällen stellt sie den Gonanthentypus dar, dem allein ich den Namen „Sporosac“ vorbehalte,¹⁾ wogegen die mit einer Entoderm-lamelle ausgestatteten Gonanthen oder „Pseudomedusoide“ bei der *H. echinata* der holländischen und belgischen Küste die herrschende Bildung sind. Es ist ferner ausgeschlossen, daß die Sporosacs und die Pseudomedusoide etwa zwei verschiedene *Hydractinia*-Arten oder wenigstens zwei Varietäten der *H. echinata* bezeichnen; denn nach VAN BENEDEN kommen sie offenbar an denselben Stöcken nebeneinander vor, so wie ich selbst eine analoge Erscheinung an den von mir untersuchten Sorten zu vermuten Anlaß fand (a. a. O.). Sporosacs und Pseudomedusoide sind also in unserem Fall nicht fixierte Varianten innerhalb derselben Art.

Diese interessante Tatsache findet ihre Bestätigung bei den folgenden *Hydractinia*-Arten.

H. sodalis und *H. spiralis*. Goto (1910) beschrieb die Entstehung einer Entoderm-lamelle in den Gonanthen der japanischen *H. sodalis* wesentlich ebenso, wie es durch VAN BENEDEN von *H. echinata* bekannt geworden war. Bemerkenswert ist nur die Unregelmäßigkeit des Parectoderms, das wenigstens bei den weiblichen Gonanthen zuerst zapfenförmig und schräg in das Entoderm einwächst, so daß die Entoderm-lamelle nur auf einer Seite angelegt wird, um erst später, nachdem das Parectoderm die normale Kappenform angenommen hat, selbst bechertförmig zu werden. Bei *H. pacifica* habe ich ganz Ähnliches gesehen (s. u.).

1) Nach BUNTING (1894) dürften auch bei der nordamerikanischen *H. echinata* die Sporosacs die regelmäßige Gonanthenform sein.

An einigen Exemplaren von *H. sodalis*, die mir Herr Prof. DÖDERLEIN in dankenswerter Weise zur Verfügung⁶ stellte, habe ich jedoch gerade so wie bei meiner *H. echinata* nicht jene Pseudomedusoide, wie sie GOTO beschrieb, sondern ausschließlich einfache Sporosacs ohne eine Spur einer Entodermmlamelle angetroffen. Wie immer finden sich die klarsten Bilder bei den männlichen Gonanthen (Fig. 60, 61). Dabei ist besonders hervorzuheben, daß schon die jüngste auf den Scheitel beschränkte Anlage des Parectoderms den Raum zwischen der runden Kuppe des Entoderms und dem Entoderm vollständig ausfüllt und an der Unterseite konkav ist, während sie in den Pseudomedusoiden derselben Species (GOTO) und von *H. echinata* (VAN BENEDEN, WEISMANN, DELSMAN) sich von Anfang an in das Entoderm einsenkt und gleichzeitig eine recht dicke Entodermmlamelle hervorruft, die man gar nicht übersehen kann. Die weitere Entwicklung verläuft so wie in den Sporosacs von *H. echinata*. — Auch der Durchschnitt eines weiblichen Gonanthen von *H. sodalis* (Fig. 62) zeigt ein kappenförmiges und zweischichtiges Parectoderm dem Ectoderm eng angeschlossen auf einer so frühen Entwicklungsstufe, daß eine Entodermmlamelle, falls eine solche angelegt gewesen wäre, nicht unsichtbar sein könnte.

GOTO fand ferner, daß auch die Gonanthen von *H. spiralis* mit einer Entodermmlamelle versehen, also Pseudomedusoide seien, fügt aber hinzu, daß nach INABA dieselbe Species Gonanthen erzeugt, in denen die Entodermmlamelle durch 4 Radialschläuche ersetzt ist, was eben den Bau eines Medusoids begründet. Auf diesen Wechsel von Pseudomedusoiden und Medusoiden in derselben Species werde ich erst später näher eingehen und erwähne ihn hier nur deshalb, weil die beschriebene analoge Variabilität bei *H. sodalis* und *H. echinata* dadurch ganz wesentlich beglaubigt wird.

Aus der Untersuchung dieser beiden Arten ergibt sich, daß ihre Gonanthen weder ausschließlich noch vorherrschend Pseudomedusoide sind, sondern daneben wohl ebenso oft Sporosacs vorkommen. In der südlichen Nordsee bilden die Pseudomedusoide die Regel neben gelegentlich auftretenden Sporosacs (VAN BENEDEN, WEISMANN, DELSMAN); weiter nördlich erscheinen umgekehrt die Sporosacs als die regelmäßige Form, vielleicht mit seltenen Ausnahmen (GOETTE); von Nordamerika werden ebenfalls nur Sporosacs beschrieben (BUNTING), und die japanische *H. sodalis* zeigt gleicherweise beide Typen. (GOTO, GOETTE).

Ich habe schon auf Grund der VAN BENEDEN'schen Beob-

achtungen festgestellt, daß es sich dabei nicht sowohl um getrennte Lokalvarietäten als vielmehr um nicht fixierte Varianten an denselben Stöcken handelt (s. o.). Allerdings könnte man annehmen, daß auf diesem Wege schließlich völlig getrennte Varietäten entstehen oder entstanden sein könnten; darauf kommt es aber hier gar nicht an, sondern nur darauf, in welchen Beziehungen jene beiden Typen von Gonanthen zueinander stehen. Dies soll aber erst weiter unten untersucht werden.

H. pacifica. Da wir bisher nur eine systematische Beschreibung dieser Species besaßen (HARTLAUB, 1905), so ist über die Entwicklung ihrer Gonanthen noch nichts bekannt geworden. Entoderm-lamelle und Parectoderm werden von HARTLAUB überhaupt nicht erwähnt, vielmehr nur die Eigentümlichkeit der älteren weiblichen Gonanthen angemerkt, daß ihr „Spadix“ sich in mehrere Äste gabelt, die das einzige Ei fingerartig umschließen. Nach meinen Untersuchungen sind aber die Gonanthen von *H. pacifica* in beiden Geschlechtern von einem viel komplizierteren Bau.¹⁾

Männliche Gonanthen. An den jüngsten Knospen fand ich zwei verschiedene Anlagen eines Parectoderms, nämlich erstens eine platte Kappe, deren scharfer Rand sich zwischen das Entoderm und das Ectoderm vorschob (Fig. 38), und zweitens eine halbkuglige Verdickung des apicalen Ectoderms, die so in die Entodermkuppe eingesenkt war, daß deren gehobener Rand schon die Anlage einer Entoderm-lamelle darstellte (Fig. 39). Eine Fortsetzung der erstgenannten Anlage bis zur Herstellung eines einfachen Sporosacs habe ich nicht beobachtet, so daß die zweite Anlage des Parectoderms mit dem es umgreifenden Entodermwall (Entoderm-lamelle) als der regelmäßige Anfang des Gonanthenbaues an den männlichen Stöcken zu gelten hat.

Auf der nächsten Entwicklungsstufe ist das Parectoderm bereits ausgehöhlt, mit dünner gewölbter Decke und dickem, in die Höhlung vorspringendem Boden, der aber noch keine Samenzellen aus dem Entoderm aufgenommen hatte (Fig. 40). Die spaltförmige Entoderm-höhle lief im Durchschnitt in 2 Hörner gegen die Basis der Entoderm-lamelle aus, und diese war schon becherförmig vergrößert. — Die folgende Stufe ist durch das Wachstum des Parectoderms ge-

1) Ich verdanke mein Material, das schon HARTLAUB vorgelegen hat, dem gütigen Entgegenkommen des Direktors des Berliner Museums, Herrn Prof. BRAUER.

kennzeichnet (Fig. 41). Sein Boden sitzt dem Entoderm ganz glatt auf und ist von den aufgenommenen Samenzellen durchsetzt (Hoden); seine Decke hat sich stark ausgedehnt und die Entoderm-lamelle bedeutend zusammengedrückt, so daß sie an einzelnen Stellen schon geschwunden war. Vom übrigen Entoderm ist sie abgelöst und am Scheitel geschlossen, was übrigens meist später geschieht. Die zwei oben genannten Hörner der Entodermhöhle sind natürlich der Ausdruck ihrer schalenförmigen Verbreiterung.

Ein zweiter ähnlicher Durchschnitt zeigt, daß das Parectoderm sich auch unregelmäßig in das Entoderm einsenken kann (Fig. 42).

In den nächstälteren Gonanthen ist außer der allgemeinen Vergrößerung aller Teile eine Veränderung des Entodermschlauches bemerkenswert (Fig. 43). War seine Oberseite vorher flach oder eingebuchtet, so erhebt sich nunmehr ihre Mitte in Gestalt eines dicken, in den Hoden eindringenden Zapfens, in den auch eine entsprechende Fortsetzung der Entodermhöhle eintritt. Diese Neubildung ist nun ein richtiger Spadix, wie er von den Medusen her bekannt ist und sich von dem ursprünglichen schalenförmigen Entodermschlauch um so deutlicher unterscheidet, als der letztere noch in viel älteren Gonanthen kenntlich bleibt (Fig. 44). Der Hoden überzieht dann den langen schlauchförmigen Spadix bis an den Rand des schalenförmigen Entoderms. Von der Entoderm-lamelle sind zur selben Zeit nur spärliche Reste zu sehen, die bald ganz verschwinden.

Natürlich sind die männlichen Gonanthen von *H. pacifica* nicht nach diesem letzten, stark zurückgebildeten Zustande, sondern nach den jüngeren Entwicklungsstufen zu beurteilen, wann die ursprünglichen Bauteile noch vollständig und deutlich zu unterscheiden sind. Danach sind sie nun auf Grund der vorhin festgestellten Diagnose (s. o.) als Pseudomedusoide zu bezeichnen, die durch einen richtigen Spadix ausgezeichnet sind.

Weibliche Gonanthen. Eine ihrer Besonderheiten ist die Aufnahme nur einer Eizelle in jeden Gonanthen; ich traf sie dort schon in ansehnlicher Größe vor dem Erscheinen eines Parectoderms (Fig. 45). Ferner ist es bemerkenswert — was schon HARTLAUB (1905) zeichnete, aber im Text nicht erwähnte —, daß die Entodermhöhle, die sich in den männlichen Gonanthen stets deutlich zeigt, in den weiblichen Gonanthen bis auf seltene Ausnahmen fehlt. Die Ursache dieser Rückbildung ist wohl in der auffallenden Größe der in die jüngsten Gonanthen eindringenden Eizellen zu suchen.

Die erste Anlage des Parectoderms in diesen Gonanthen sah

ich nur in einer unregelmäßigen Form (Fig. 46). Vom Scheitel des Parectoderms wächst ein langer solider Zapfen aus, der so zur Seite gebogen und verschoben ist, daß die Entodermmlamelle auf derselben Seite bereits ganz dünn, das Entoderm gegenüber aber noch massig erscheint. Daß diese letztere Entodermmasse an der konkaven Seite des Parectoderms keine Entodermmlamelle ist, zeigt ein Folgezustand, wo dieselbe Masse neben dem verlängerten und eingebogenen Parectoderm eine große, langgezogene Eizelle enthält (Fig. 47). Die an derselben Seite des Gonanthen zwischen dem Parectoderm und dem Außenectoderm eingezwängte Entodermmlamelle ist unter dem Druck jener beiden Schichten schon größtenteils geschwunden; auf der gegenüber liegenden Seite ist dagegen eine ganz niedrige Fortsetzung der Entodermmlamelle dadurch neu entstanden, daß das Parectoderm auch dort von seiner Wurzel in das Entoderm etwas einwächst. Auf diese Weise ist eine schräg verschobene parectodermale Kappe über der Eizelle hergestellt, der sich eine entsprechend unregelmäßige und teilweise schon verkümmerte Entodermmlamelle anschließt.

Einen Übergang von dieser ganz unsymmetrischen Form des Pseudomedusoids zu einer symmetrischen zeigt der Durchschnitt Fig. 48. Das bereits ausgehöhlte Parectoderm sitzt kappenförmig über der großen rundlichen Eizelle, die sich schon etwas über die von ihr eingenommene Bucht des Entoderms erhebt. Der Rand der Kappe reicht aber auf einer Seite viel tiefer als gegenüber, so daß die das Parectoderm umfassende noch gut erhaltene Entodermmlamelle eine entsprechend wechselnde Höhle hat.¹⁾ Gleichzeitig wird der Übertritt der Eizelle in den Boden oder die Innenschicht des Parectoderms dadurch vorbereitet, daß die Grenzmembran zwischen beiden Teilen sich über dem Scheitel der Eizelle gegen das Parectoderm einbuchtet und auflöst. Den weiteren Verlauf dieses Vorgangs sieht man auf der folgenden Abbildung (Fig. 49) von einem etwas älteren und regelmäßig gebauten Gonanthen.

Die dicke Parectodermkappe ist tiefer eingebuchtet, die Entodermmlamelle teilweise verschwunden. Die im Wachstum zufällig etwas zurückgebliebene Eizelle ist aus dem Entoderm ganz hervorgetreten und füllt die Bucht des Parectoderms aus; das zurück-

1) Die die Eizelle umkreisende Spalthöhle ist ein Kunstprodukt; die Entodermmlamelle reicht also auch rechts nur bis zum Rande des Parectoderms.

bleibende Entoderm ist schalenförmig vertieft, wobei der Rand auf einer Seite stärker hervortritt. Die vorhin erwähnte Lücke in der Grenzmembran zwischen Eizelle und Parectoderm ist erweitert, um sich später über die ganze Oberseite der Zelle auszudehnen, so daß die letztere mehr und mehr von der Innenschicht des Parectoderms unmittelbar umschlossen wird (Fig. 50, 51). Dagegen beginnt die Grenzmembran von dem Innenrande der Kappe aus konzentrisch zwischen die Eizelle und das Entoderm einzuwachsen, bis beide Teile durch diese neue Grenzmembran völlig getrennt sind.

Der Übertritt der Eizelle in das Parectoderm vollzieht sich also tatsächlich, so wie ich es früher von *H. echinata* geschildert habe (GOETTE, 1907), nicht durch ein aktives Durchtreten der ersteren durch die ursprüngliche, trennende Grenzmembran, sondern dadurch, daß die Membran über der Eizelle schwindet und gleichzeitig unter ihr neu gebildet wird.

Nach Abschluß dieses Prozesses (Fig. 51) liegt die Eizelle außerhalb des Entoderms in einer flachen Mulde desselben, von der ganz dünn ausgedehnten Innenschicht des Parectoderms umschlossen, so wie auch die Außenschicht des letzteren membranartig dünn geworden ist. Nur die Höhlung des Parectoderms erhält sich noch lange Zeit und läßt dadurch die Lagebeziehungen der Teile gut erkennen (vgl. Fig. 52—55). Von der Entoderm-lamelle ist nur noch ein basaler, vom übrigen Entoderm getrennter Streifen sichtbar (Fig. 51). Immerhin sind die weiblichen Gonanthen von *H. pacifica* bis zu diesem Zeitpunkte ihrer Entwicklung ebenso wie die männlichen Gonanthen als Pseudomedusoiden zu bezeichnen. Darauf beginnt aber eine neue Entodermbildung sich in ihnen zu entwickeln, nämlich die schon von HARTLAUB angegebenen „Äste des Spadix“, wodurch der Typus des Pseudomedusoids durchaus abgeändert wird.

Schon in der Fig. 51 ist die scheinbare einseitige Erhöhung des Randes der Entodermmulde in Wirklichkeit, wie die Durchsicht der ganzen Durchschnittsserie beweist, ein solcher lokalisierter solider Ast der Entodermmasse, der bei seinem Auswachsen an die Stelle der im Schwinden begriffenen oder teils bereits geschwundenen Entoderm-lamelle tritt, aber natürlich nicht als ihre Fortsetzung. Denn die Entoderm-lamelle ist schon lange vorher von der übrigen Entodermmasse getrennt und in der Auflösung begriffen (Fig. 55); ferner ist jeder neu entstehende Entodermast ein lokalisiertes Wachstumserzeugnis der unteren Entodermmasse, das nicht wie die vorausgegangene Lamelle einen gegebenen Raum passiv ausfüllt, sondern

sich seinen eigenen Weg bahnt, wobei es nach außen das Ectoderm entsprechend vorwölbt und nach innen das Parectoderm zusammenpreßt und zum Schwunde bringt, außerdem aber die Eizelle einbuchtet (Fig. 54, 55). War also vorher das Parectoderm für die Entoderm-lamelle das formbildende Moment, so bestimmen jetzt die Entodermäste selbst ihre Lagebeziehungen zu den nach innen von ihnen gelegenen Teilen.

Die Entodermäste entstehen, nach ihrer verschiedenen Größe zu urteilen, nicht gleichzeitig; ihre wechselnde Zahl ist aber nicht darauf allein zurückzuführen, denn auch in den ältesten Gonanthen, wo gewiß keine neuen Äste mehr hinzukommen, zählte ich abwechselnd 1—4 Äste. Meist verlaufen sie von der Unterseite des Eies ziemlich regelmäßig gegen den Scheitel (Fig. 52); gelegentlich traf ich aber eine unregelmäßige Form, die sich an die oben beschriebene ganz einseitige Anlage des Parectoderms anschloß (Fig. 53). Die längliche Eizelle lag in der Richtung vom Scheitel zum Stiel des Gonanthen, so daß auch die von ihr verursachte Mulde des Entoderms ebenso verlief, und der einzige vom vorderen Rande dieser Mulde entspringende Entodermast krümmte sich in querrer Richtung um die Eizelle.

In den von mir untersuchten Gonanthen reichten die Entodermäste noch nicht bis zum Scheitel; nach den Abbildungen HARTLAUB'S geschieht dies aber in den offenbar älteren Gonanthen, wobei auch die Enden der Äste häufig verdickt erscheinen.

Diese wandständigen Auswüchse des Entoderms sind allerdings als Äste zu bezeichnen, weil ihnen eine Höhlung fehlt. Es ist aber leicht zu verstehen, daß dieser Mangel vor allem darauf zurückzuführen ist, daß auch die Hauptmasse des Entoderms, aus der sie hervorstechen, ebenfalls dicht ist. Wenn man nun berücksichtigt, daß die Anwesenheit einer Entodermhöhle die Norm in allen Gonanthen überhaupt und selbst in den männlichen Gonanthen von *H. pacifica* darstellt, so läßt sich der Mangel einer solchen Höhle in den weiblichen Gonanthen derselben Species nur so erklären, daß sie durch eine besondere, nur in diesen Gonanthen vorhandene Ursache unterdrückt wird, die ich, wie schon gesagt, in der außerordentlich großen Eizelle erblicke. Unter diesen Umständen kann man nicht umhin, die Entodermäste der weiblichen Gonanthen von *H. pacifica* den im übrigen und regelmäßig ebenso entstehenden Radialschläuchen anderer Gonanthen gleichzustellen.

Mit diesem Zustand erreichen die fertigen weiblichen Gonanthen

von *H. pacifica* wenigstens in der Hauptsache, nämlich durch die von ihnen erzeugte Anlage eines Glockenkerns und der ihn peripherisch umgreifenden Radialschläuche, die Stufe eines Medusoids, wenngleich der Glockenkern sich früh zurückbildet und die Radialschläuche nach Form und Zahl außerordentlich variieren. Damit ist nun die merkwürdige Tatsache festgestellt, daß die männlichen und die weiblichen Gonanthen in derselben Species zwei verschiedenen Typen angehören. Dies läßt sich aber, wie mir scheint, im vorliegenden Fall doch einigermaßen erklären.

Die männlichen Gonanthen entwickeln keine wandständigen Entodermäste oder Radialschläuche, dafür aber einen echten Spadix, der wiederum den weiblichen Gonanthen fehlt (Fig. 44, 52). Dieser Mangel ist leicht zu verstehen, da die große Eizelle den ganzen Zentralraum über der Entodermmasse schon ganz früh einnimmt und die Erhebung eines Spadix verhindert, während ein solcher in die klein- und vielzellige Masse des Hodens leicht eindringen kann. So ergibt sich die Tatsache, daß, wo die Entstehung eines Spadix unmöglich ist, sich wandständige Entodermäste entwickeln (♀) und daß umgekehrt, wo die Bildung eines Spadix unbehindert ist und auch erfolgt, diejenige der Äste unterbleibt (♂).

Dieses Wechselverhältnis bedeutet natürlich nicht, daß Spadix und Radialschläuche sich gegenseitig notwendig ausschließen; es würde im Gegenteil, wenn es sich um lauter längst fixierte Bildungen handelte, gar nicht einzusehen sein, warum der Spadix der männlichen Gonanthen die Entstehung der wandständigen Entodermäste oder Radialschläuche hindern sollte. Wenn sie also doch fehlen, so spricht nichts dafür, daß sie einst vorhanden waren, aber durch Rückbildung bis auf jede Spur verloren gingen; man muß vielmehr schließen, daß die männlichen Gonanthen niemals solche Entodermäste besaßen und daß diese letzteren zunächst nur in den weiblichen Gonanthen als Neubildungen auftraten und auf sie beschränkt blieben, so daß sie als für die ganze Art noch nicht fixierte, d. h. als variable Elemente gelten müssen. Dies wird dadurch bestätigt, daß sie auch in den weiblichen Gonanthen, wie wir sahen, nach Zahl, Umfang und Lage variieren. Die Entodermäste der weiblichen Gonanthen von *H. pacifica* befinden sich im Zustande von phyletisch noch nicht fixierten ersten Anlagen.

Wenn nun irgendwelche Anlagen nicht fixiert, d. h. morphologisch an andere Teile nicht gebunden, erscheinen, so kann der

Grund ihrer Entstehung nur ein physiologischer sein. Und dieser Grund läßt sich für die Entodermäste durch Vergleiche feststellen.

Da der Spadix von *H. pacifica* Radialschläuche überflüssig macht, und umgekehrt, ohne daß sie sich gegenseitig morphologisch bedingen, so haben sie offenbar dasselbe zu leisten; und wenn die vorher besprochenen Sporosacs und Pseudomedusoide der Hydractiniinen jene beiderlei entodermalen Teile entbehren, so müssen deren Leistungen dort anderswie ersetzt sein. Vergleicht man nun die Lagebeziehungen zwischen Entoderm und Gonaden in jenen Sporosacs und Pseudomedusoiden einerseits und den beiderlei Gonanthen von *H. pacifica* andererseits (Fig. 44, 52, 61 c), so offenbart sich uns trotz aller formalen Verschiedenheiten ihres Entoderms ein gemeinsames Ziel jener Lagebeziehungen: eine möglichst umfassende Berührung von Entoderm und Gonade.¹⁾ Und dies kann physiologisch nur bedeuten, daß dadurch eine genügende Ernährung und ein genügendes Wachstum der Keimzellen erreicht wird; und je nach dem verschiedenen Bau des Gonanthen geschieht dies auf verschiedenem Wege.

Bei den Sporosacs und den Pseudomedusoiden breitet sich das Parectoderm frühzeitig über den ganzen Ectodermschlauch aus und nimmt daher die Keimzellen allseitig auf, so daß die auf diese Weise entstandenen Spermatarien und Ovarien mit der ganzen Oberfläche des Entoderms in Berührung kommen (Fig. 61 c). Da dies für die Reife der Keimzellen genügt, so unterbleiben alle weiteren Auswüchse des Entodermschlauchs. Bei *H. pacifica* ist es aber anders. In beiden Geschlechtern bleibt das Parectoderm aus irgendwelchem Grunde über der Kuppe des Entoderms liegen und nimmt daher nur dort die Keimzellen auf, so daß sowohl der Hoden als auch das Ovarium oder vielmehr der einzige Eifollikel an ihrer Basis nur mit einem beschränkten Teile der Oberfläche des Entoderms in Berührung kommen, was aber offenbar zu ihrer genügenden Ernährung nicht ausreicht. Dem begegnen nun die entodermalen Neubildungen des Spadix und der wandständigen Äste in der beschriebenen Weise. Der Spadix bewirkt eine Oberflächenvergrößerung des Entoderms, wodurch gewissermaßen sekundär die physiologischen Leistungen eines Sporosacs hergestellt werden; und in den weiblichen Gonanthen,

1) Dies gilt offenbar auch für die Entodermäste, da, wie gesagt, das Parectoderm, das sie anfangs von der Eizelle trennt, unter ihrem Druck verschwindet.

wo die Bildung eines Spadix ausgeschlossen ist, treten die mächtigen peripherischen Entodermäste dafür ein.

Diese Erklärung begründet vollends, daß die Entodermäste als variable Neubildungen eines Teiles der Gonanthen von *H. pacifica* aufzufassen sind und daß folglich innerhalb dieser Art ein Übergang vom Typus des Pseudomedusoids zum Typus des Medusoids empirisch vorliegt.

H. allmani, *H. antarctica*, *H. epiconcha*, *H. spiralis*, *H. fucicola*. — Über diese Arten liegen meist nur systematische Beschreibungen vor; und da die Angaben über die zugehörigen Gonanthen sich nur auf je einen bald jüngeren, bald älteren Entwicklungszustand beziehen, so kann ihr eigentlicher Bau nicht immer einwandfrei bestimmt werden. Eine Vergleichung der Beschreibungen und Abbildungen gestattet aber doch die Annahme, daß diese Gonanthen nur einen Glockenkern, einen Spadix und 4 Radialschläuche entwickeln, darüber hinaus aber die Ausbildung einer Meduse mit ihren Radialkanälen, Umbrellarplatten, Ringkanal usw. nicht erreichen. Es wäre dies derselbe Bau, dessen Entwicklung ich an den Gonanthen von *Stylactis inermis* vollständig, bis zu seiner Auflösung, verfolgt und als Medusoid bezeichnet habe.

Dies gilt zunächst für *H. allmani*, *H. epiconcha* und *H. fucicola*.¹⁾ Über die Gonanthen von *H. antarctica* liegt nur die kurze Angabe STUDER'S (1879) vor, daß sie „Medusoide“ seien; ich glaube aber daraus schließen zu dürfen, daß sie weder spezielle Medusenmerkmale noch den Bau von einfachen Keimsäcken besitzen, wie die Sporosacs und Pseudomedusoide früher hießen, und folglich in der Tat Medusoide in dem hier gebrauchten Sinne sind.

Von der INABA'schen *H. spiralis* wird, soweit mir bekannt ist, nur die Entwicklung von Radialschläuchen in den Gonanthen erwähnt (s. S. 476), die dadurch den Charakter von Medusoiden erhielten. Es ist auch gar nicht anzunehmen, daß sie darüber hinaus sich zu Medusen entwickelten; denn dies würde eine so unwahrscheinliche Variation innerhalb derselben Species bedeuten, daß neben den von GOTO beschriebenen Pseudomedusoiden (s. o.) gleichzeitig Medusen vorkämen. Der Wechsel von Pseudomedusoiden und Medusoiden ist

1) Die Bemerkung von MOTZ-KOSSOWSKA (1905), daß die Gonanthen von *H. fucicola* einen kurz dauernden Ringkanal besitzen, ist nach der Abbildung nicht überzeugend. Sollte sie trotzdem zutreffen, so wäre *H. fucicola* in die nächste Abteilung zu verweisen.

aber nur eine Wiederholung meiner unmittelbaren Beobachtungen bei *H. pacifica* (Fig. 43, 52).

H. ornata, *H. pruvoti*, *H. aculeata*. Diese 3 Arten erzeugen Gonanthen von unverkennbarem, wenn auch nicht vollständigem Medusenbau, die jedoch sessil bleiben und zur Reifezeit sich zweifellos sämtlich zurückbilden und auflösen, wie die bisher besprochenen Gonanthen der Gattung *Hydractinia*. Die Merkmale einer Meduse, die sie über den Zustand eines Medusoids hinaus aufweisen, sind vornehmlich die engen Radialkanäle und der Ringkanal, woraus die Anwesenheit einer Umbrellarplatte hervorgeht; ferner Tentakelrudimente und gelegentlich ein Velum. *H. ornata* und *H. pruvoti* besitzen alle diese Merkmale bis auf das Velum, während die Gonanthen von *H. aculeata* durch den Besitz eines Velums und eines Glockenmundes, trotz des Fehlens von Tentakeln, den Medusenbau deutlich genug bestätigen.

MOTZ-KOSSOWSKA nannte diesen letzteren von ihr untersuchten Polypen *H. aculeata*, in der Meinung, darin die von R. WAGNER (1833) beschriebene *Hydra ovipara* s. *aculeata* wiedergefunden zu haben. Sie übersah aber dabei die Widersprüche der WAGNER'schen Beschreibung, die eine Feststellung der fraglichen Art ganz ausschließen. W. beschreibt und zeichnet die Gonanthen seiner *Hydra aculeata* als geschlossene einfache Kapseln mit großen und gelegentlich austretenden, also reifen Eiern und mit einem langen axialen Entodermschlauch. Wegen des Austritts der reifen Eier konnten also die sessilen Kapseln nur eine letzte Entwicklungsstufe von irgendwelchen nicht medusenartigen Gonanthen darstellen.

Neben diesen Polypen fand W. einige freie Medusen, die nach seiner fig. 4 enge Radialkanäle, einen Ringkanal am Rande eines weiten Glockenmundes, Tentakeln und ein sehr kleines Manubrium mit daran sitzenden Eiern besaßen, die um ein Vielfaches kleiner waren als die in den Kapseln eingeschlossenen. Trotzdem hielt W. diese Medusen für die metamorphosierten und abgelösten Gonanthen seines Polypen, eine Ansicht, die nach den obigen Befunden unhaltbar ist. Die Medusen haben mit jenen Gonanthen und ihren Polypen nichts zu tun.

Dazu kommt, daß wir über die Hydrorhiza, die Stacheln¹⁾ und

1) Die von W. beschriebenen und abgebildeten „Dornen“ an der ganzen Oberfläche der Hydranthen und Blastostyle waren natürlich nur Nesselkapseln.

die Polypoide der *Hydra aculeata* nichts erfahren, so daß diese Art völlig unbestimmbar und es auch unerfindlich bleibt, worauf MOTZ-KOSSOWSKA deren angebliche Identität mit der von ihr selbst beschriebenen *Hydractinia aculeata* stützte. Nach allem ist also die WAGNER'sche Species zunächst einfach einzuziehen und unter dem Namen *Hydractinia aculeata* nur die uns durch MOTZ-KOSSOWSKA bekannt gewordene Form zu verstehen.

Die auffallendste Erscheinung an den Gonanthen der 3 hier untersuchten Gattungen *Fodocoryne*, *Stylactis* und *Hydractinia* ist ihre häufige Variabilität innerhalb der Art und der Gattung, so daß die deutlich geschiedenen Typen des Gonanthenbaues mit den systematischen Kategorien nicht zusammenfallen und nur selten als Artmerkmale zu verwenden sind, was ja schon längst anerkannt ist (BONNEVIE, SCHNEIDER u. A.). So enthalten unter den uns beschäftigenden Hydractiniinen nicht weniger als 4 *Hydractinia*-Arten (*H. echinata*, *H. sodalis*, *H. spiralis*, *H. pacifica*) je 2 verschiedene Gonanthentypen, und gar 5 solcher Typen (Medusen, Medusoide, Pseudomedusoide; Sporasacs, Styloide) kommen innerhalb derselben Gattung *Hydractinia* vor (s. u.). Es bleibt also dabei, daß unsere 3 Gattungen im großen und ganzen und bis etwa weitere Erfahrungen eine Änderung erheischen, nur durch den verschiedenen Bau ihrer Hydrorhiza voneinander getrennt werden können, während ihre Arten bald durch dieses, bald durch jenes mehr untergeordnete Merkmal gekennzeichnet sind, wozu nur gelegentlich und vorläufig die Gonanthen mit benützt werden können.

Indem aber die Gonanthenbildung aus der Reihe der systematisch verwertbaren Merkmale im allgemeinen ausscheidet, behält sie doch ihre selbständige Bedeutung als eine phyletische Entwicklungsreihe, die neben jener phyletischen Reihe der ganzen Polypenstöcke, doch unabhängig von ihr einhergeht. Nur ist die Deszendenz in dieser Gonanthenreihe nicht so leicht festzustellen wie etwa unter den verschiedenen Hydrorhizen, weil es sich dabei nicht um einen einzelnen Körperteil, ein Organ, sondern um den teilweise sehr komplizierten Bau eines ganzen Individuums handelt.

In der Gruppe der Hydractiniinen sind ziemlich alle, jedenfalls die wichtigsten Typen der Gonanthen vertreten, die in einer allgemeinen Geschichte der sogenannten Geschlechtsindividuen der Hydropolypen in Frage kommen. Nach jenen Gonanthentypen verteilen sich die hier behandelten Arten folgendermaßen:

1. freie Medusen: *Podocoryne carnea*, *P. areolata*;
2. sessile rückgebildete Medusen: *Podocoryne denhami*, *Stylactis affinis*, *Hydractinia ornata*, *H. pruvoti*, *H. aculeuta*.
3. Medusoide: *Podocoryne inermis*, *Stylactis inermis*, *Hydractinia allmani*, *H. antarctica*, *H. epiconcha*, *H. fucicola*, *H. spiralis* p. p., *H. pacifica*-♀.
4. Pseudomedusoide: *H. pacifica*-♂, *H. spiralis* p. p., *H. echinata* p. p., *H. sodalis* p. p.
5. Sporosacs: *H. echinata* p. p., *H. sodalis* p. p.
6. Styloide: *H. borealis*?

Freie Medusen. Wie ich schon im beschreibenden Teil hervorhob, sind der Glockenkern und die Radialschläuche unzweifelhaft als die grundlegenden und spezifischen Anlagen des Medusenbaues anzusehen, da von ihnen aus die meisten sekundären Organe ausgehen, die die fertige Meduse kennzeichnen (Radialkanäle, Umbrellarplatten, Ringkanal, Tentakeln, Subumbrellarepithel, Velum usw.). — Eine Entoderm-lamelle irgendwelcher Art kommt in den hier berücksichtigten, an Hydranthen knospenden Medusen nicht vor.

Sessile, rückgebildete Medusen. Sie sind außer ihrer dauernden Seßhaftigkeit dadurch von den freien Medusen unterschieden, daß die für das freie Leben bestimmten Organe sich bis zuletzt in einem mehr oder weniger unvollkommenen Zustande befinden. Von keiner der hier angeführten sessilen Medusen ist die Ontogenese bekannt; es darf aber angenommen werden, daß sie wesentlich so verläuft, wie ich es bei den sessilen Medusen von *Pennaria* und *Tubularia* verfolgt habe (1907). Sie entwickeln sich zunächst ebenso wie die freien Medusen, worauf aber um die Zeit, wann die Keimreife sich vorbereitet, sämtliche Einzelteile einer Rückbildung anheimfallen, die, sobald die Geschlechtsprodukte ihre Reifestätte verlassen haben, mit der Auflösung des ganzen Organismus, also mit seinem Tode, abschließen.

Zweifellos kann diese Rückbildung eines typischen, wenn auch nicht ganz fertigen Medusenbaues nicht anders gedeutet werden, als daß die sessilen Medusen Folgezustände von vollkommenen, freien Medusen sind; doch unterscheidet sie sich von der gewöhnlichen phyletischen Rückbildung dadurch, daß sie sich nicht auf einzelne rudimentäre Organe bezieht, sondern mit dem Tode des ganzen Individuums zusammenfällt. Dies versteht sich aber aus dem Kausalzusammenhang des Gesamtvorgangs, der nicht schwer festzustellen ist.

Die ganze Existenz der sessilen Meduse ist, anders als bei der selbständig lebenden Meduse, ausschließlich an ihre Funktion als Reifungsstätte der Keimzellen gebunden und ohne diese Funktion ebenso gegenstandslos wie ein funktionslos gewordenes Organ; in beiden Fällen hört mit Ende der Funktion die Existenzfähigkeit ihres Trägers auf — er stirbt ab. Vollendet sich also in echten Medusenknospen die Keimreife infolge einer gewissen Beschleunigung früher, als die Meduse fertig entwickelt ist und sich ablöst, so geht der funktionslos gewordene Organismus im ganzen zugrunde, ohne daß man zwischen seinem natürlichen Tode und dem Schwunde besonderer rudimentärer Organe unterscheiden kann. Die sessile Meduse verhält sich, wie übrigens alle sessilen Gonanthen, in rein physiologischer Beziehung durchaus so wie ein einzelnes Organ.

Medusoide. Nach der aufgestellten Diagnose besitzen sie in fertigem Zustande außer den Radialschläuchen und dem Glockenkern, also den grundlegenden Embryonalorganen der Medusen, keinerlei Anlagen oder Rudimente der definitiven Medusenorgane. Nach meinen unmittelbaren Beobachtungen an einigen dieser Medusoide (s. o.) halte ich es für sicher, daß auch die übrigen auf der Höhe ihrer Ausbildung einer Rückbildung bis zur vollen Auflösung anheimfallen.

Für die Deutung dieser Rückbildung sind ebenso wie bei den sessilen Medusen nur diejenigen Medusoide maßgebend, deren Ontogenese bekannt ist, nämlich die von mir untersuchten Gonanthen der *Stylactis inermis* und der *Hydractinia pacifica*-♀ (s. o.). Doch sind die beiderlei Befunde so verschieden, daß sie nur getrennt beurteilt werden können.

Die typischen Medusoide von *Stylactis inermis*¹⁾ zeigen einwandfrei eine Entstehung des glockenkernartigen Parectoderms und der Radialschläuche in derselben Weise wie in den Knospen echter Medusen (Fig. 25f.); darüber hinaus fehlt ihnen aber jede Spur von jenen sekundären Bildungen, ohne die ein wirklicher Medusenbau überhaupt nicht vorliegt. Die Anwesenheit und die sichtbare Rückbildung dieser Organe bei den sessilen Medusen bewies uns unmittelbar deren Abstammung von vollkommenen, freien Medusen; bei den Medusoiden von *Stylactis inermis* fehlt aber eine solche Evidenz durchaus. Es ließe sich daher zunächst, d. h. so-

1) Bei meinen früheren Untersuchungen (1907) standen mir leider solche typischen Medusoide nicht zur Verfügung.

lange keine widersprechenden Tatsachen vorliegen, allenfalls vermuten, daß sie in der Weise aus echten Medusen hervorgingen, daß die fehlenden Organe nicht einmal mehr rudimentär angelegt wurden, wie bei den sessilen Medusen, sondern vollständig ausfielen. Diese bedingte Vermutung könnte aber vorläufig nur auf die Mehrzahl der hier aufgeführten Medusoide ausgedehnt werden, keinesfalls aber auf diejenigen von *Hydractinia pacifica* und *H. spiralis*.

In der Ontogenese von *H. pacifica*-♀ (Fig. 45 f.) tritt zu den Hauptorganen der Medusoide, dem Glockenkern und den Radialschläuchen, ein neues Organ hinzu, die vielgenannte Entoderm-lamelle. Diese zeigt nun mit aller wünschenswerten Bestimmtheit, daß sie mit den wandständigen Entodermästen, also auch mit den ihnen homologen Radialschläuchen anderer Medusoiden und der Medusen, in keinerlei unmittelbarer Beziehung steht. Sie geht den Radialschläuchen zeitlich voraus und kann folglich unter keinen Umständen ein Verschmelzungsprodukt von solchen Schläuchen sein, wie DELSMAN u. A. ohne jeden tatsächlichen Anhaltspunkt zugunsten der Rückbildungstheorie annahmen. Sie ist ferner ein den Medusen gar nicht zukommendes Organ, aber auch keine vereinzelte Ausnahme, sondern außer bei *H. pacifica*-♀ noch bei allen uns bekannten Pseudomedusoiden der Hydractinien vorhanden (s. o.), und zwar als eine frühzeitig sich zurückbildende und anscheinend physiologisch unwirksame Anlage (s. u.).

Die Entoderm-lamelle entstand also nicht aus Radialschläuchen, sondern ist ein von ihnen unabhängiges Organ, phyletisch älter und ohne jede Beziehung zum Medusenbau.

In den Entodermästen von *H. pacifica*-♀ haben wir andererseits nicht einen altererbten Medusenteil, sondern eine Neubildung vor uns. Dies ergibt sich daraus, daß sie angesichts der großen Variabilität ihrer Anlagen noch nicht fixiert und erst auf das eine Geschlecht beschränkt sind, endlich daraus, daß sie neben der dem Medusenbau ganz fremden Entoderm-lamelle vorkommen. Die auf eine solche Weise sich entwickelnden Gonanthen konnten also nur aus Pseudomedusoiden hervorgegangen sein, wie sie bei den männlichen *H. pacifica* dauernd bestehen. Kam dann noch die geringfügige Vollendung der in jenen weiblichen Gonanthen eingeleiteten Entwicklung, nämlich eine vollständige Unterdrückung der ohnehin rudimentären Entoderm-lamelle und eine Fixierung der variablen Radialschläuche hinzu, so war ein vollkommenes Medusoid

auf progressivem, nicht regressivem Wege fertig gestellt.

Freilich fehlt den Medusoiden der weiblichen *H. pacifica* noch der Spadix, dessen Entwicklung durch die riesige einzelne Eizelle unterdrückt und erst möglich wird, sobald statt der letzteren normalerweise mehrere und dann kleinere Eizellen sich um die Entodermkuppe lagern. Allerdings genügen die massigen Entodermäste von *H. pacifica*-♀ auch ohne Spadix für die Ernährung der Eizelle; sobald man sich jedoch diese Äste bis zum normalen Maß der Radialschläuche verkleinert denkt, ist die Entwicklung eines Spadix, der ja schon in den männlichen Gonanthen besteht, auch in den weiblichen Gonanthen hinreichend motiviert.

Der Nachweis einer progressiven Entstehung des Medusoids gilt aber nicht nur für *H. pacifica*, sondern auch für *H. spiralis*. Die Gonanthen dieser letzteren Species sind, wie wir wissen (s. o.), bald Pseudomedusoide (GOTO), bald Medusoide (INABA); sie verhalten sich also geradeso wie die beiden Geschlechter von *H. pacifica*, mit der Maßgabe, daß für die Medusoide von *H. spiralis* eine Entoderm-lamelle nicht erwähnt wird, also anscheinend fehlt. Die in den Pseudomedusoiden noch vorhandene, aber rudimentäre Entoderm-lamelle stammt also nicht von den Medusoiden derselben Species ab, sondern ist umgekehrt in den letzteren unterdrückt, während an ihrer Stelle die medusoiden Radialschläuche entstanden. Folglich sind auch die Medusoide von *H. spiralis* Folgezustände von Pseudomedusoiden.

Ob und inwieweit die für *H. pacifica* und *H. spiralis* festgestellte Deszendenz ihrer Gonanthen auch für die übrigen Medusoide als maßgebend gelten kann, soll erst erörtert werden, nachdem die Untersuchung der letzten Typen erledigt ist.

Pseudomedusoide. Sie sind sämtlich entwicklungsgeschichtlich bekannt und durch die Abwesenheit von Radialschläuchen und den Besitz einer Entoderm-lamelle gekennzeichnet. Die Pseudomedusoide von *H. pacifica* und *H. spiralis* haben sich bereits als Vorstufen von Medusoiden herausgestellt, und die zwei anderen (*H. echinata* p. p., *H. sodalis* p. p.) können wegen des Besitzes der Entoderm-lamelle ebensowenig von typischen Medusoiden oder Medusen abstammen (s. o.). Freilich fehlt ein direkter Nachweis, daß diese beiden letzteren Pseudomedusoide die Vorstufe von bestimmten Medusoiden sind; immerhin dürfen sie infolge ihrer Identität mit den Pseudomedusoiden von *H. pacifica* und *H. spiralis*, für die jener Fort-

schritt unmittelbar vorliegt, als die formale oder fakultative Vorstufe eines Medusoids bezeichnet werden. Es bleibt daher nur noch ihre Beziehung zu dem Sporosacs zu besprechen übrig.

Sporosacs. In jeder der beiden hierher gehörenden Arten (*H. echinata*, *H. sodalis*) kommen Sporosacs und Pseudomedusoiden nebeneinander vor. Daß die Sporosacs nicht Rückbildungsprodukte von Medusoiden und Medusen sein können, braucht nach der voranstehenden Untersuchung nicht weiter erörtert zu werden. Es kann sich daher nur darum handeln, daß sie entweder durch den Schwund der Entoderm-lamelle aus den Pseudomedusoiden ihrer eigenen Species hervorgingen oder daß sie umgekehrt die Vorstufen dieser Pseudomedusoiden sind, in denen die Entoderm-lamelle als Neubildung hinzukam.

Ich finde keinen Anhaltspunkt, dies glatt zu entscheiden, halte aber diese Ungewißheit für recht unwesentlich. Denn mögen auch die gegenwärtigen Sporosacs beider Arten tatsächlich durch Rückbildung aus Pseudomedusoiden hervorgegangen sein, so muß doch die Entoderm-lamelle der letzteren doch einmal neu entstanden sein, setzt also irgendwelche Sporosacs voraus. Mit einem Wort: die uns bekannten Sporosacs sind unter allen Umständen entweder die wirklichen oder formalen Vorstufen von Pseudomedusoiden.

Eine Schwierigkeit liegt aber in der Existenz der Entoderm-lamelle selbst. Denn wo sie auch vorkommt, kann ihr eine bestimmte physiologische oder morphologische Bedeutung nicht zugeschrieben werden. Nur wer sie ganz äußerlich und für sich allein betrachtet, kann ihre Entwicklung so schildern, daß sie vom Rande der Entoderm-kuppe um das Parectoderm herum aufwachse, und zwar oft unregelmäßig, entweder zuerst einseitig oder doch ungleichmäßig, bald mit wulstigem, bald mit zugeschärftem Rand usw. Tatsächlich wird aber dieser ganze Vorgang nicht durch eine eigene Tätigkeit des Entoderms hervorgerufen, sondern lediglich durch das Parectoderm. Denn dieses entsteht in den Sporosacs in Abwesenheit einer Entoderm-lamelle völlig selbständig und auch dort schon in wechselnder Lage, also variabel. Sobald nun seine selbständige Anlage in der Weise variiert, daß sie, statt längs des Ectoderms fortzuwachsen (Sporosacs), sich in das Entoderm einsenkt, entsteht die Entoderm-lamelle rein passiv, als Umwallung der Einsenkung und allen selbständigen Unregelmäßigkeiten des Parectoderms sich anpassend.

Selbst der Schluß der Lamelle am Scheitel des Gonanthen ist kein wirklich selbständiger Akt der Lamelle in dem Sinne, daß sie gegen jenen Scheitel vordringend die Wurzel des Parectoderms vom Ectoderm ablöst; denn diese Ablösung vollzieht sich ja schon in den Sporosacs in Abwesenheit einer Entodermmlamelle, ist also nicht eine Wirkung, sondern umgekehrt eine Vorbedingung ihres apikalen Schlusses.

Erweist sich daher die Entodermmlamelle als eine von dem verschieden geformten Parectoderm abhängige Bildung, so hat andererseits ihr Fehlen in den Sporosacs derselben Arten (*H. echinata*, *H. sodalis*) keine Änderung in der übrigen Entwicklung der Gonanthen zur Folge. Sie ist uns nur als ein frühzeitig atrophierendes Organ, ohne kenntliche Funktion oder morphologische Wirkung bekannt. Ob sie einst eine größere Rolle gespielt hat, bleibt zunächst ganz ungewiß; zweifellos verschwindet sie in der Deszendenzreihe von den Sporosacs zu den Medusoiden spurlos und ist daher für die ganze Geschichte der Gonanthen nur von untergeordneter Bedeutung.

Styloide. Ich habe die Gonanthen von *H. borealis* laut der Beschreibung WAGNER's und MERESCHKOWSKY's als Styloide bezeichnen müssen, doch nicht ohne den Vorbehalt, daß jene, einer ungenügenden Beobachtung entnommene Beschreibung eine irrige sein könnte. Dies hindert aber nicht, den Typus der Styloide hier immerhin zur Sprache zu bringen. Denn so gut wie in den Sporosacs der Hydractinien die formale Vorstufe der Pseudomedusoide und der Medusoide zu erblicken ist, trotz der Möglichkeit, daß einige von ihnen durch Rückbildung aus Pseudomedusoiden hervorgingen, so muß auch angenommen werden, daß einst Styloide irgendwelcher Art durch den Erwerb eines Parectoderms zu Sporosacs wurden, also ihnen vorausgingen.

Nachdem die besprochenen Styloide, Sporosacs, Pseudomedusoide und die Medusoide von *H. pacifica* und *H. spiralis* sich zweifellos als Glieder einer progressiven Deszendenzreihe erwiesen haben, verliert auch die oben (s. S. 489) ausgesprochene Vermutung vom Ursprunge der Medusoide von *Podocoryne inermis*, *Stylactis inermis*, *Hydractinia allmani*, *H. antartica* usw. jede grundsätzliche Bedeutung. Denn was will die durch nichts gestützte bloße Möglichkeit, daß diese Medusoide zurückgebildete Medusen seien, besagen gegenüber jener Tatsache, daß für zwei andere Medusoide und die sämtlichen tiefer-

stehenden Gonanthentypen eine solche Rückbildung ausgeschlossen bleibt und daß andererseits ontogenetisch bewiesen werden kann (s. n.), daß jene progressive, bis zu den Medusoiden reichende Deszendenzreihe auch noch weiter bis zur Bildung echter Medusen geführt hat? — Bevor ich aber auf diesen letzteren von mir schon früher geleisteten Beweis zurückkomme, sei zu besserem Verständnis daran erinnert, worauf denn eigentlich das Für und Wider in der Diskussion über die progressive oder regressive Deszendenz der Gonanthen überhaupt zurückzuführen ist.

Bei der Frage nach der Herkunft der Keimträger der Hydropolypen, einschließlich der vollkommenen Medusen, ist es von vornherein klar, daß sie irgendwie von Hydranthen abstammen müssen. Und die vielfachen anatomischen Übereinstimmungen zwischen Hydranthen und Medusen haben schon vor langer Zeit die Anschauung hervorgerufen, daß die Medusen unmittelbar aus metamorphosierten Hydranthen und alle übrigen Gonanthen durch Rückbildung aus Medusen hervorgegangen seien (vgl. GOETTE, 1907). Auch WEISMANN (1883) bekannte sich zu dieser Anschauung und setzte sich ferner zur Aufgabe, einmal den Übergang von Hydranthen zu Medusen und dann die Rückbildung dieser letzteren in die übrigen Gonanthenformen zu erläutern und zu begründen.

Jener Übergang sollte nach seiner Hypothese so stattgefunden haben, daß durch eine Einsenkung des Peristoms des Hydranthen die Glockenhöhle und um sie herum die Glockenwand mit einer zweiblättrigen Entodermmlamelle entstand, die sich dann in die Radialkanäle und die Umbrellarplatte verwandelte. Gewisse Widersprüche zwischen dieser rein anatomischen Vorstellung und der von AGASSIZ (1860) angegebenen und von WEISMANN bestätigten Ontogenese der Hydromedusen glaubte letzterer durch cenogenetische Abänderung erklären zu können; dagegen sollte die in derselben Ontogenese angeblich wiedergefundene und ebenso wie in der Metamorphose der Hydranthen sich verwandelnde Entodermmlamelle die erwünschte Bestätigung dieser hypothetischen Metamorphose bringen.

Auch die Rückbildung der Hydromedusen in die einfacheren sessilen Gonanthen wurde meist nicht ontogenetisch, sondern durch anatomische Vergleiche begründet. Denn der Nachweis der Rückbildung beschränkte sich darauf, daß in einigen Gonanthen eine wirkliche aber einblättrige Entodermmlamelle gefunden, in der Regel jedoch eine solche nur aus den vorgeschrittenen Entwicklungszuständen der Gonanthen, namentlich der Thecaphora, erschlossen

wurde. WEISMANN'S Rückbildungstheorie fußte also in der Hauptsache nicht auf ontogenetischer, sondern auf vergleichend anatomischer Grundlage, wobei die vermeintlich überall gefundene Entoderm-lamelle die Hauptrolle spielte.

Ich verzichte darauf, die eingehende Kritik zu wiederholen, die ich in meinem Buch über die Geschlechtsindividuen der Hydro-polypen (1907) an der WEISMANN'schen Darstellung übte, und hebe nur das eine Moment hervor, daß ich mich in der vorliegenden Deszendenzfrage, wie es mir selbstverständlich erscheint, vor allem auf eine möglichst genaue Untersuchung aller Ontogenesen stützte, ohne Zuhilfenahme von unsicheren Hypothesen und rein anatomischen Beweisgründen. Dies führte mich zu dem Ergebnis, daß eine Entoderm-lamelle in der Ontogenese der Medusen und der sonstigen Gonanthen nicht vorkommt. Dadurch war der wichtigste Beleg beseitigt, den W. für die hypothetische Verwandlung von Hydranthen in Medusen und für die Rückbildung der letzteren bis zu den verschiedensten nicht mehr medusenähnlichen Gonanthen gefunden zu haben glaubte. — Auf der anderen Seite offenbarte sich mir in der Ontogenese dieser Gonanthen ganz unverkennbar die allmählich fortschreitende Ausbildung der wichtigsten Grundlagen des Medusenbaues, nämlich des Glockenkerns und der Radialschläuche in ihren charakteristischen Lagebeziehungen.

Damit war für mich die Schlußfolgerung gegeben: die sessilen Gonanthen — natürlich mit Ausnahme der sessilen, auch von mir anerkannten, mehr oder weniger rückgebildeten Medusen — sind nicht von Medusen abstammende Rückbildungsprodukte, sondern im Gegenteil Vorstufen der Medusenform, von denen allerdings manche infolge aberranter Variation nicht bis zum Endziel fortschreiten konnten.

Seitdem wurden meine Angaben über die Ontogenese der Hydro-medusen mehrfach bestätigt (HADZI, KÜHN u. A.¹⁾). Daraus wurde

1) Nach BOULENGER (1911) entsteht in den Knospen der Meduse *Limnocyclus tanyanicae* eine doppelwandige Entoderm-lamelle als Grundlage der Radialschläuche, wodurch, wie B. meint, meine Angaben widerlegt wären. Wie voreilig und irrig diese Schlußfolgerung ist, beweist der von ihm übersehene Befund an den Knospen der Margeliden, deren definitives Entoderm aus dem Ectoderm hervorgeht (CHUN, 1894). Denn mit demselben Recht, das B. für sich in Anspruch nimmt, könnte man aus der Beobachtung CHUN's folgern, daß es in der Ontogenese der Medusen nicht nur keine wirkliche Entoderm-lamelle, sondern überhaupt kein

aber keineswegs die Unhaltbarkeit der Rückbildungstheorie gefolgert. Im Gegenteil haben alle Beobachter, die nach mir dasselbe Problem verfolgten (HADZI, DELSMANN, KÜHN, WILL u. A.), trotz jener Bestätigung sich gegen die von mir vertretene progressive Entstehung der Gonanthen bis zu den Medusen hinauf und für die Rückbildungstheorie ausgesprochen. Allerdings mußte man auf die früheren Stützen dieser Theorie, in erster Linie auf das angebliche Vorkommen der Entodermmlamelle in den Medusen und in der überwiegenden Mehrzahl aller sessilen Gonanthen und die daraus gezogenen Folgerungen verzichten. Dafür wurden einige neue Versuche gemacht, um die alte Vorstellung, wenn auch nicht sicherzustellen, so doch etwas zu unterstützen. Ich gehe nur auf einen dieser Versuche ein.

Ich hatte früher bestritten, daß eine Entodermmlamelle in den von mir untersuchten Gonanthen überhaupt vorkomme. In einigen wenigen Fällen erfuhr ich Widerspruch. Inwieweit ich bei meiner Behauptung für *Hydractinia echinata* im Recht war, wurde schon besprochen (s. o.); ob die Entodermmlamelle auch bei *Clava* und *Gonothyraea* zu Recht besteht (vgl. KÜHN, 1910), hatte ich jetzt keine Gelegenheit nachzuprüfen. Daß aber eine Entscheidung darüber für die vorliegende Aufgabe gleichgültig ist, habe ich schon 1907 durch die Bemerkung erklärt, daß, falls ich mich geirrt hätte und die von mir vermißte Entodermmlamelle im einzelnen Falle doch bestände, dies doch keineswegs für die regressive Deszendenzreihe zeugen könne, nachdem ich die Existenz einer solchen Lamelle in den Medusen ganz bestimmt widerlegt hätte. Diese Schwierigkeit glaubte nun DELSMAN dadurch beseitigen zu können, daß er an Stelle der unhaltbar gewordenen Annahme, wonach die Radialschläuche aus einer Entodermmlamelle entstünden, die umgekehrte Hypothese aufstellte, daß die sich rückbildenden Radialschläuche der Medusen durch Verschmelzung in die fragliche Lamelle der Pseudomedusen übergingen. Dieser Versuch, Entodermmlamelle und Radialschläuche zu identifizieren, erledigt sich aber durch meinen Nachweis, daß diese beiderlei Organe nebeneinander vorkommen, also in keiner Kontinuität miteinander stehen (*H. pacifica*-♀). Da jedoch

originales Entoderm gäbe. Der Grund des Fehlschlusses ist aber der, daß die Entwicklung der an Medusen und der an Hydranthen knospenden Medusen zwei ganz verschiedene Prozesse sind, die so wenig identifiziert werden dürfen wie etwa Ontogenese und Regeneration überhaupt. Ich kann aber an dieser Stelle nicht näher darauf eingehen.

eine Wiederholung ähnlicher Versuche nicht ausgeschlossen ist, möchte ich hervorheben, daß es nicht ganz unbedenklich ist, grundsätzliche Fragen durch Hypothesen entscheiden zu wollen, die durch keine empirischen Tatsachen gefordert werden, vielmehr nur andere ebenso hypothetische Annahmen stützen sollen.

So weit KÜHN (1913) sich auf dieselben „völlig zureichenden Beweise“ für die Rückbildungstheorie beruft, habe ich nichts weiter hinzuzufügen. Andere Versuche, die letztere unmittelbar, also, wie es für eine phylogenetische Feststellung natürlich ist, ontogenetisch zu begründen oder meine Darstellung zu entkräften, sind mir nicht bekannt. Als Grundlagen jener Theorie bleiben also übrig: 1. die alte hypothetische Voraussetzung, daß die Medusen durch direkte Metamorphose aus Hydranthen entstanden und so zum Ausgangspunkt für alle sessilen Gonanthen wurden; 2. die zahlreichen Rückbildungen aller dieser Keimträger. Daß beides nicht stichhaltig ist, habe ich freilich schon längst auseinandergesetzt, werde es aber im Zusammenhang mit meinen neuen Befunden weiter unten wiederholt erörtern. Doch erwarte ich davon keinen nachhaltigen Eindruck auf die Anhänger der Rückbildungstheorie; denn wie die vorhin geschilderte Entstehungsgeschichte dieser Theorie und ihre bisherige Verteidigung offenbaren, beruht sie auf einer grundsätzlichen, methodischen Voraussetzung, die einer eigentlichen, ausschließlich ontogenetischen Untersuchung wenig Raum läßt.

Neben dem suggestiven Einfluß einer Jahrzehnte lang bestandenen Auffassung von der regressiven Abstammung der sessilen Gonanthen kommt hier vor allem in Betracht, daß auch in solchen Deszendenzfragen, die vornehmlich auf die Ontogenese angewiesen sind, die vergleichend anatomische Methode mit wesentlich systematischen Zielen noch vielfach vor der entwicklungsgeschichtlichen Methode bevorzugt wird. Wer seine Aufgabe vor allem darin erblickt, die ganze Reihe der uns bekannten Keimträger der Hydropolypen nach ihrer fertigen Form in einen möglichst einfachen und einheitlichen Zusammenhang zu bringen, findet in der hauptsächlich anatomisch begründeten Rückbildungstheorie zweifellos die bequemste Formel für jede einzelne Interpretation, wozu die nun einmal nicht ganz zu umgehende Ontogenese nur so weit, als es gerade paßt, hinzugezogen und nötigenfalls hypothetisch ergänzt wird.

Von dieser weitverbreiteten Auffassung vielleicht unbewußt beherrscht wird man daher eher auf eine wirkliche Führung durch

die vergleichende Entwicklungsgeschichte verzichten, als sich ihr anvertrauen. Daraus macht sich der Widerspruch erklärlich, den ich erfahren habe, dem ich aber durch eine Kritik jener grundsätzlichen Auffassung zu begegnen hier nicht für angebracht halte. Ich beschränke mich daher auf meine Aufgabe, Entwicklungsgeschichte vor allem und, so weit das Material vorliegt, nur aus ontogenetischen Quellen zu schöpfen.

Damit kehre ich zu der oben angekündigten letzten Untersuchung zurück, in welcher Weise meine gegenwärtigen Befunde die 1907 gegebene Darstellung von der Entstehung der Hydromedusen bestätigen und ergänzen.

In der Ontogenese der Medusen treten uns zwei Entwicklungsstufen mit voller Deutlichkeit entgegen, die hier eingehend behandelt werden müssen.

1. Entwicklungsstufe. Der Ausgangspunkt der Medusenentwicklung ist stets eine mehr oder weniger kolbige Knospe an irgendeiner Stelle (Köpfchen, Stiel, Stamm, Hydorrhiza) eines Hydranthen oder eines ihm gleichwertigen Blastostyls. Der Name einer solchen Hydranthenknospe bezieht sich also auf ihren Ursprung und nicht auf das Ziel ihrer Entwicklung, wonach sie gewöhnlich Medusenknospe genannt wird.¹⁾ Jener Name Hydranthenknospe ist aber deshalb besonders gerechtfertigt, weil aus eben solchen Knospen sich auch Hydranthen entwickeln und weil dies ursprünglich, bevor es überhaupt irgendwelche besonderen Keimträger gab, vermutlich für alle Knospen von Hydropolypenstücken galt.

Die Tatsache, daß die Entwicklung der Meduse normalerweise mit einer noch völlig indifferenten Hydranthenknospe beginnt, ist von grundlegender Bedeutung, wie es sich aus den nächstliegenden Beobachtungen und Vergleichen ergibt. Der ursprüngliche Entwicklungsgang einer solchen Knospe war der, daß sie durch die Ausbildung eines Mundes, eines Peristoms und von Tentakeln zu einem richtigen Hydranthen wurde. In der Medusenentwicklung werden nun diese Hydranthenteile und

1) Medusenknospen in diesem Sinne sind auch die an Medusen knospenden Anlagen neuer Medusen, obgleich sie von den an Hydranthen sprossenden Medusenknospen ontogenetisch völlig verschieden sein können (s. S. 494).

damit die eigentliche Entwicklung eines Hydranthen von vornherein und vollständig unterdrückt, so daß von einer Verwandlung jener Teile in solche einer Meduse (WEISMANN) überhaupt nicht mehr die Rede sein kann. Jene vollständige Hemmung der ursprünglichen Hydranthenentwicklung ist also eine richtige Rückbildung, doch mit der Maßgabe, daß es in der Medusenentwicklung nicht bei diesem Rückbildungszustande bleibt, dieser vielmehr der Ausgangspunkt für Neubildungen, ja für eine ganz neue Entwicklung ist, die an die Stelle der früheren Hydranthenentwicklung tritt, aber nicht aus ihr hervorgeht.

Dies wird vollends evident, sobald man sich den Grund dieser eingreifenden Änderung durch den Vergleich aller hier in Rede stehenden Ontogenesen vergegenwärtigt. Da sämtliche Keimträger als erste Entwicklungsstufe die gleiche Hydranthenknospe wie die Medusen zeigen, so kann der Grund, der ihnen allen gemeinsamen Unterdrückung der Hydranthenentwicklung auch nur derselbe sein. In allen Knospen, die zur Entwicklung von Keimträgern bestimmt sind, finden wir nun ein neues Element, das den zu Hydranthen bestimmten Knospen fehlt — die Keimzellen. Die Ausbildung dieser Keimzellen bis zu ihrer vollen Reife ist aber auch anerkanntermaßen die ausschließliche oder doch die Hauptfunktion aller Keimträger; und indem diese Funktion wenigstens in der Regel schon in der Hydranthenknospe beginnt, kann sie auf deren Entwicklung nicht ohne einen eingreifenden Einfluß bleiben. Dies ist derselbe Einfluß, der auch die jungen, noch unentwickelten, aber schon Keimzellen erzeugenden Hydranthen in ihrer weiteren Entwicklung hemmt und in mehr oder weniger rudimentäre Blastostyle verwandelt (vgl. GOETTE, 1907). In beiden Fällen wird also die zur Herstellung eines Hydranthen verfügbare und bestimmte Energie zu einer anderen Leistung, eben zur Ausbildung der Keimzellen, verwendet und daher die ursprünglich vorgesehene Hydranthenbildung unterbrochen.

Die Bestimmung der Keimträger zu Reifungsstätten der Keimzellen ist der Grund für die Hemmung der Hydranthenbildung und für die Einleitung der besonderen Gonanthenbildung in den dazu benutzten Hydranthenknospen.

Ist aber die erste Entwicklungsstufe aller Gonanthen und Medusen morphologisch und physiologisch dieselbe, so ist es klar, daß diejenigen Gonanthen, deren Entwicklung über den allgemein mor-

pohologischen Typus jener Anfangsstufe — einfache Schlauchform des Ectoderms und des Entoderms — nicht hinausgeht, eine erste Stufe der Medusenentwicklung darstellen. Dies sind natürlich die Styloide.

2. Entwicklungsstufe. Sie wird bezeichnet durch diejenigen Neubildungen, die den Hydranthen vollkommen fehlen und nur für die Medusen bestimmt sind: der Glockenkern und die ihn umgreifenden Radialschläuche. In der Ontogenese der Medusen sind es embryonale Anlagen, die keineswegs auch nur im ganzen unverändert in die fertige Meduse übergehen und schlechtweg als deren Organe bezeichnet werden können. Darauf weisen schon die Namen hin, die in der Anatomie der Meduse nicht vorkommen. Doch gilt dies bei anderen Beobachtern nur für den Glockenkern; die von mir so genannten Radialschläuche werden dagegen noch immer „Radialkanäle“ genannt, obgleich es nach meinen Untersuchungen und ihrer Bestätigung feststeht, daß aus den Schläuchen außer den Radialkanälen der Medusen noch ihre Umbrellarplatten, der Ringkanal und die entodermalen Achsen der Tentakel hervorgehen. Ich halte diesen ontogenetischen Befund und die entsprechenden verschiedenen Namen deshalb für beachtenswert, weil daraus die Bedeutung der Radialschläuche als bloß embryonale Anlage und nicht definitiver Organe der Meduse sich sofort klar ergibt.

Glockenkern und Radialschläuche bezeichnen nicht den Medusenbau schlechtweg, sondern sind nur eine embryonale Vorstufe desselben. Da diese aber identisch ist mit dem Gonanthentypus, den ich „Medusoid“ genannt habe, so muß nach anerkannter Regel geschlossen werden, daß irgendein Medusoid eine Vorstufe oder eine Vorfahrenform jeder Hydromeduse war; womit aber natürlich nicht gesagt ist, daß umgekehrt jedes selbständige Medusoid das reale Glied einer bis zur Meduse führenden Deszendenzreihe ist. Dagegen verleiht allerdings die eben angegebene Identität jedem solchen Medusoid die Bedeutung einer formalen oder fakultativen Vorstufe einer Meduse.

Aber so einfach, wie es die Ontogenese der Medusen zeigt, nämlich durch eine direkte Verwandlung der Hydranthenknospe in ein Medusoid, verlief die phyletische Entwicklung offenbar nicht. Die einzige uns bisher bekannt gewordene derartige Entwicklung des Medusoids, deren Zusammenhang durch die Vereinigung je

zweier Typen innerhalb derselben Art (*H. pacifica*) sichergestellt ist, lehrt vielmehr, daß der Übergang vom Styloid zum Medusoid durch Sporosacs und Pseudomedusoide vermittelt wurde. Im Styloid der Hydractinien trat zuerst das Parectoderm auf (Sporosacs), worauf die Entodermmlamelle hinzukam (Pseudomedusoid), ehe sie durch die Radialschläuche verdrängt wurde (Medusoid). Ob die Entodermmlamelle auch nur in allen Deszendenzreihen vorkam, die unter den Hydractinien von der Hydranthenknospe bis zum Medusoid und der Meduse führten, wissen wir infolge der mangelnden Kenntnis von den meisten Ontogenesen natürlich nicht. Nur soviel scheint sicher zu sein, daß die Entodermmlamelle schon vor der Herstellung vollkommener Medusoide verschwand (*H. spiralis*), also in der Ontogenese der Medusen erst recht nicht wiederkehren konnte. Diese deutlich nachweisbare Cenogenie gilt also nur für solche Medusoide, denen die Vorstufe eines Pseudomedusoids vorausging.

Auch die Radialschläuche offenbaren eine ähnliche Inkongruenz ihres ontogenetischen und phyletischen Verhaltens. Denn während sie in der Ontogenese der Medusen und vollkommenen Medusoide stets gleichzeitig mit dem Parectoderm (Glockenkern) auftreten, entstehen sie bei ihrer phyletisch frühesten Erscheinung (*H. pacifica*-♀) lange nach dem Parectoderm. Dies erklärt sich aber einfach durch den auch sonst häufig festgestellten cenogenetischen Vorgang einer zeitlichen Verschiebung, nämlich einer Zusammenziehung von zwei ursprünglich getrennten ontogenetischen Akten in einen einzigen. Auf diese Weise verschwand die einem Sporosac entsprechende Entwicklungsstufe (Parectoderm ohne Radialschläuche) aus der Ontogenese der Hydromedusen, während für ihre Deszendenzreihe immerhin die Stufenfolge: Styloid, Sporosac, event. Pseudomedusoid, Medusoid, anzunehmen ist.

Bei näherer Überlegung wird man sogar zugeben müssen, daß die eben genannte Deszendenzreihe noch länger war. Die Neubildung der Radialschläuche beginnt keineswegs so regelmäßig und fixiert, wie wir es bei Medusen und vollkommenen Medusoiden sehen, sondern nach dem Ausweise bei *Hydractinia pacifica*-♀ in sehr wechselnder Gestalt, die in anderen Fällen noch mannigfaltiger sein mochte. Ob dies die Aufstellung einer neuen Zwischenstufe erfordert, bleibt Geschmackssache; jedenfalls bedeutet aber die eben erwähnte Tatsache, daß die Neubildung der Radialschläuche nicht einen bestimmten einfachen Akt, sondern eine ganze Periode von variablen

und sich allmählich fixierenden Bildungen umfaßt (vgl. GOETTE, 1907).

Eine analoge Entwicklung des Parectoderms ist freilich bei den Hydractinien nicht bekannt geworden, muß aber trotzdem angenommen werden, da es aus allgemeinen Gründen unwahrscheinlich ist, daß es gleich lokalisiert und in fixer Gestalt entstand, und weil die Gonanthen anderer Hydropolypen die vermißten Vorstufen zeigen. So wird das Parectoderm bei *Cordylophora lacustris*, *Diphasia fallax*, *Plumularia setacea*, *Campanularia flexuosa* im ganzen Umfang der Knospe angelegt, um erst in verwandten Arten sich in die bekannte apicale und zweischichtige Kappe zu verwandeln (GOETTE, 1907). Und während diese letztere, morphologisch fixierte Anlage nichts von den ursprünglichen Entstehungsursachen erkennen läßt, sehen wir das Parectoderm von *Cordylophora* und *Campanularia* in Verbindung mit den Keimzellen als lockeres Gewebe aus dem Ectoderm hervortreten und, selbst wenn die Keimstätte in das Entoderm verlegt ist (*Diphasia*, *Plumularia* u. a.), das gleiche Parectoderm an die Ausdehnung der Keimzellenmasse gebunden bleiben. So überdeckt es auch bei *Hydractinia echinata* das ganze Entoderm, bei *H. pacifica* dagegen nur dessen oberen Teil oder den Spadix.

Daraus scheint mir sicher hervorzugehen, daß das Parectoderm nicht gleich in der Form entstand, wie es sich als Glockenkern bei den Medusoiden und Medusen zeigt, sondern als ein morphologisch noch ganz indifferentes, mit den Keimzellen eng verbundenes und durch sie geradezu hervorgerufenes Keimlager, gerade so wie die gesteigerte Ernährung der Eizellen von *Hydractinia pacifica* die Entodermäste oder die künftigen Radialschläuche hervorrief. Mit anderen Worten: das Parectoderm ist nicht ein zurückgebildeter Glockenkern, sondern dieser eine spätere Entwicklungsstufe eines morphologisch indifferenten und nur physiologisch bedeutsamen Keimlagers, das im sterilen Hydranthen fehlt, also auch nicht von ihm abgeleitet werden kann.

Die auf das Embryonalstadium des Medusoids folgenden Bildungen der Meduse lassen sich nicht auf einzelne Entwicklungsstufen verteilen, da sie nicht mehr den ganzen Bau, sondern Einzelteile betreffen und vielleicht zu verschiedenen und wechselnden Zeiten ent-

standen. Doch gestattet schon die bisherige Untersuchung in der Hauptsache ein abschließendes Urteil zu fällen.

Meine ontogenetischen Untersuchungen innerhalb der Hydractiniinen haben zweierlei ergeben:

1. Die Typen der sessilen Gonanthen verbinden sich einwandfrei zu einer progressiven Deszendenzreihe, deren Ausgangspunkt, das Styloid, eine Hydranthenknospe darstellt, deren Entwicklung zu einem Hydranthen vollständig unterdrückt ist, worauf die Neubildungen der folgenden phyletischen Stufen ununterbrochen bis zum typischen Medusoid führen.

2. Aus der hier wiederholten Entwicklungsgeschichte der Medusen (*Podocoryne carnea*) erweisen sich als deren wichtigste Vorstufen unverkennbar jene selben Typen des Styloids (Hydranthenknospe) und des Medusoids, neben einer nachweisbaren cenogenetischen Beseitigung der Zwischenstufen.

Die Schlußfolgerung aus diesen Tatsachen liegt auf der Hand: die progressive Deszendenzreihe der sessilen Gonanthen ist die Vorfahrenreihe der Medusen, deren Entstehung also nicht den Anfang, sondern den Schluß der Gesamtentwicklung der fraglichen Keimträger bildet. — Die Rückbildungstheorie ist, soweit sie diesem Ergebnis widerspricht, entwicklungsgeschichtlich unhaltbar.

Es sind aber noch einige Ergänzungen hinzuzufügen. Infolge der weitverbreiteten Variabilität von Neubildungen braucht nicht jeder Gonanth typisch ausgebildet zu sein; es muß sogar zugegeben werden, daß, wie ich es schon früher hervorhob, manche Gonanthen mit einem solchen atypischen Bau aus einer zu Medusen führenden Deszendenzreihe ganz heraustreten und dadurch aufhören, zu den wirklichen Vorstufen von Medusen zu zählen.¹⁾ Dies ändert aber nichts daran, daß zu jeder Medusenbildung eine progressive Vorstufenreihe von Gonanthen führt.

Und nun noch ein Wort über Rückbildungen von Medusen und sessilen Gonanthen. Natürlich können sie unter diesen Formen gerade so gut wie in jeder anderen Tiergruppe vorkommen und kommen auch tatsächlich vor. Nur muß die Be-

1) Daß ich irgendwo jeden Gonanthen für eine „werdende Meduse“ erklärt hätte, ist nicht richtig.

hauptung, daß eine Rückbildung vorliegt, im einzelnen Falle begründet sein. Für eine Reihe sessiler Medusen (s. o.) habe ich wegen des beobachteten oder vermuteten rudimentären Zustandes ihrer echten Medusenorgane eine Rückbildung von vollkommenen freien Medusen selbst angenommen; bei den Medusoiden ist aber eine phyletische Rückbildung, wenn sie auch vermutet werden könnte (s. o.), nicht wahrscheinlich, weil einige von ihnen nachweislich progressive Bildungen sind (*Hydractinia pacifica*, *H. spiralis*). In allen übrigen Kategorien fehlt aber in der geschlossenen progressiven Deszendenzreihe vollends jeder Anhaltspunkt für die Annahme einer Rückbildung von der Medusenform her.

Trotzdem will ich einmal von der Möglichkeit ausgehen, daß in allen Kategorien unserer Keimträger Rückbildungen der bezeichneten Art gefunden werden könnten, und daran die Frage knüpfen, was damit gewonnen ist, nachdem die Hypothese von der direkten Entstehung der Medusen aus Hydranthen ontogenetisch widerlegt ist? Selbst eine völlig geschlossene Reihe solcher Rückbildungen kann die progressive Deszendenzreihe aller Keimträger, die wir kennen lernten, weder aufheben noch ersetzen, denn diese progressive Deszendenz schafft doch erst die Formen, die sich einmal zurückbilden können. Daher sind die fraglichen Rückbildungen, ob auch noch so umfassend, eben nur sekundäre und zufällige Begleiterscheinungen jener Deszendenz, ohne Beziehung und Einfluß auf sie.

Da es schon längst behauptet und anerkannt wurde, daß die Keimträger der Hydractiniinen sich als Gattungsmerkmale nicht verwenden lassen, so könnte es scheinen, als wenn die Geschichte dieser Gonanthen, deren Darstellung den bei weitem größten Teil dieser Abhandlung beanspruchte, eigentlich gar nicht in eine Untersuchung über die Unterscheidung unserer 3 Gattungen hineingehörte. Dies trifft aber nicht zu; denn erst aus jener Geschichte erfahren wir den eigentlichen Grund, warum die Keimträger nicht als Gattungsmerkmale dienen können.

Dies wurde damit begründet, daß die verschiedenen Typen von Keimträgern ebensowenig wie andere Merkmale auf die alt hergebrachten Gattungen *Hydractinia*, *Podocoryne* und *Stylactis* getrennt verteilt sind, vielmehr in ihnen ganz unregelmäßig wechselten. In-

dem man aber infolgedessen die Trennung jener Gattungen vielfach aufgab, übersah man, daß damit die systematische Bedeutung der verschiedenen und — was bisher nicht beanstandet wurde — für jede Species fixierten Gonanthentypen noch keineswegs widerlegt war. Denn wenn diese Typen zur Unterscheidung jener 3 alten Gattungen nicht taugten, so konnte man sie doch, gerade bei dem angeblichen Mangel von anderen Unterscheidungsmerkmalen, zur Bestimmung ganz neuer Gattungen der Hydractiniinen benutzen, so daß jeder Gonanthentypus, sei es Meduse, Medusoid usw., je eine neue Gattung bezeichnete.

Der Einwand, daß ein solches System zu künstlich und unnatürlich wäre, kann gar nicht erhoben werden, angesichts der Tatsache, daß eine systematische Einteilung nun einmal notwendig und ein jedes System mehr oder weniger ein künstliches ist. Es war also unter den bisherigen Voraussetzungen eigentlich nicht berechtigt, den Gonanthenbau aus dem systematischen Material deswegen auszuschalten, weil er zu den 3 alten Gattungen nicht paßte.

Ganz anders erscheint dagegen eine solche Ausschaltung nach den Ergebnissen der Entwicklungsgeschichte. Denn dadurch werden jene beiden, bisher stillschweigend gemachten Voraussetzungen hinfällig, daß nämlich die Gonanthentypen, obgleich zur Charakterisierung der 3 alten Gattungen ungeeignet, immerhin fixiert seien und daß ferner andere Unterscheidungsmerkmale dieser Gattungen fehlten. Vielmehr ist die Variabilität der Gonanthentypen nach meinen Befunden so groß, daß die 3 mittleren und wichtigsten Gruppen der Sporasacs, der Pseudomedusoide und der Medusoide unmittelbar, d. h. innerhalb der Species, ineinander übergehen, also zur systematischen Bestimmung unbrauchbar sind. Es geht auch nicht an, die in Frage kommenden 4 Arten, *Hydractinia echinata*, *H. sodalis*, *H. spiralis* und *H. pacifica*, bloß als Ausnahmen von einer Regel anzusehen. Denn da es gleichzeitig, bis auf *Stylactis inermis*, die einzigen Arten der 3 Typen sind, die in zahlreichen Exemplaren entwicklungsgeschichtlich untersucht wurden, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß eine gleiche Untersuchung der übrigen Arten die Zahl der variablen Formen merklich steigern würde.

Stellt es sich also heraus, daß der Gonanthenbau bei den Hydractiniinen unter allen Umständen für systematische Zwecke ungeeignet ist, so ergibt sich auf der anderen Seite, daß dadurch nichts verloren ist, indem der Bau eines Hydrantheils, nämlich der Hydrorhiza, die Aufrechterhaltung der 3 fraglichen Gattungen ge-

stattet, — wenigstens vorläufig. Denn es bleibt immerhin möglich, daß weitere Untersuchungen auch an der Hydrorhiza eine systematisch unbequeme Variabilität nachweisen. Die Hydropolypen sind eben ein Gebiet werdender Formen, um so erfreulicher für die historische Forschung, je mehr Schwierigkeiten es dem Systematiker bereitet.

Literaturverzeichnis.

- AGASSIZ, L., Contributions to the natural history of the Acalephae of North-America, in: Mem. Amer. Acad. Arts Sc., 1860. 1862.
- ALLMAN, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids, 1871. 1872.
- , Diagnoses of new genera and species of Hydroida, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., Vol. 12, 1876.
- VAN BENEDEN, E., De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire, in: Bull. Acad. Belg. (2), Vol. 37, 1874.
- BERGH, Goplepolyper (Hydroider) fra Kara Havet, in: Dijnphna-Togtets zoologisk-botaniske Udbytte, 1887.
- BONNEVIE, Zur Systematik der Hydroiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 63, 1898.
- , Hydroidea, in: Den Norske Nordhavs-Expedition, 1899.
- BOULENGER, On some points in the anatomy and bud-formation of *Limnognathia tanganicae*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (2), Vol. 57, 1911.
- BUNTING, The origin of the sex-cells in *Hydractinia* and *Podocoryne*, in: Journ. Morph., Vol. 9, 1894.
- CHUN, Coelenterata, in: BRONN, Klass. Ordn. Thier-Reich, Vol. 2, 2, 1894.
- DELSMAN, Über die Gonophoren von *Hydractinia echinata*, in: Zool. Anz., Vol. 37, 1911.
- GOETTE, Lehrbuch der Zoologie, 1902.
- , Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolyphen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 87, 1907.
- GOTO, On the species of *Hydractinia* living in symbiosis with a hermit crab, in: Journ. exper. Zool., Vol. 9, 1910.
- GROBBEN, Über *Podocoryne carnea*, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 2, 1875.

- HADZI, Bemerkungen zur Onto- und Phylogenie der Hydromedusen, in: Zool. Anz., Vol. 35, 1910.
- , Ontogeneza i filogeneza hidromeduze, 1909.
- HAMANN, Der Organismus der Hydropolypen, in: Jena. Ztschr. Naturw. (N.F.), Vol. 15, 1882.
- HARTLAUB, Hydroiden, in: Résultats Belgica, 1904.
- , Die Hydroiden der magelhaensischen Region und chilenischen Küste, in: Zool. Jahrb., Suppl. 6, 1905.
- HINCKS, A history of the British Hydroid Zoophytes, 1868.
- KÜHN, Die Entwicklung der Geschlechtsindividuen der Hydromedusen, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat., 1910.
- , Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen, in: Ergeb. Fortschr. Zool., Vol. 4, 1913.
- LO BIANCO, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 13, 1899.
- MERESCHKOWSKY, Studies on the Hydroidea, in: Ann. Mag. nat. Hist. (5), Vol. 1, 1878.
- MOTZ-KOSSOWSKA, Contribution à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale, in: Arch. Zool. exper. (4), Vol. 3, 1905.
- QUATREFAGES, Mémoire sur la Synhydre parasite (Synhydra parasites nob.), in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 20, 1843.
- SARS, Fauna littoralis Norvegiae, No. 1, 1846.
- , Bitrag til kundskaben om Middelhavets Littoral-Fauna, in: Nyt Mag. Naturvid., Vol. 9, 1857.
- SCHNEIDER, C., Hydropolypen von Rovigno, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Syst., 1898.
- STECHOW, Hydroiden der japanischen Ostküste, in: Abh. Bayr. Akad. Wiss., Suppl. 1, 1909.
- , Hydroiden der Münchener zoologischen Staatssammlung, in: Zool. Jahrb., Vol. 32, Syst., 1912.
- STUDER, Die Fauna von Kerguelens Land, in: Arch. Naturgesch., Jg. 45, 1879.
- TORREY, The Hydroida of the Pacific coast of North-America, Vol. 1, 1902.
- WAGNER, Über eine neue, im adriatischen Meere gefundene Art von nackten Armpolypen, in: Isis, 1833.
- WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, 1883.
- WILL, Der Einfluß des Hungers auf die Hydroiden etc., in: SB. Abh. naturf. Ges. Rostock (N.F.), Vol. 5, 1913.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 13.

Fig. 1. *Hydractinia echinata*. Nesselknöpfe der Blastostyle, Durchschnitte. a erste Anlage, b mit abgeschnürter, c mit rückgebildeter Entodermachse.

Fig. 2. *H. echinata*-♂. Blastostyl (bl) mit Gonanthen (g), Durchschnitt. Grau das Ectoderm, weiß das Entoderm. h Hydrorhiza mit Skelet. x Stiel des Blastostyls. st Stolo in der Hydrorhiza mit daraus hervorgewachsenem Gonanthen g'.

Fig. 3. *Stylactis inermis*. Hydrorhiza (Stolonennetz) von der Fläche gesehen. Grau das Cönosarc, schwarz die verdickten Peridermstellen.

Fig. 4. *Podocoryne carnea* juv. Stolonennetz von der Fläche gesehen. Grau das Cönosarc. sk Skeletscherben in den Maschen. sk' Skeletscherben an der Unterseite der Stolonen.

Fig. 5. *P. carnea*. Basale Skeletscherben, von der Fläche gesehen, teils optische Durchschnitte von hohlen Zacken und interstolonialen Röhrrchen.

Fig. 6. *P. carnea*. Verdickte Scheibe der Basalplatte, von der Fläche gesehen, mit den eben genannten optischen Durchschnitten.

Fig. 7. *P. carnea*. Stolonennetz im Durchschnitt. Grau das Ectoderm, weiß die Entodermröhren. p Periderm. bp Basalplatte. bp' dieselbe in den Maschenräumen. sk interstoloniale Röhrrchen und Säulchen. ss Schalensubstanz.

Fig. 8. *P. carnea*. Fertige Hydrorhiza im Durchschnitt. c Cönosarc. p, bp, sk, ss wie vorher. bs Fortsetzungen der Basalplatte in die Schalensubstanz.

Fig. 9. Dasselbe. p Periderm. l² Anlage der 2. Lage der Hydrorhiza.

Fig. 10. Dasselbe. l^1 , l^2 , l^3 drei Lagen des Cönosarks (weiß). *bp* 1. Basalplatte und das übrige Skelet schwarz, die Schalensubstanz schraffiert.

Fig. 11. *H. echinata*. Skeletanlagen der Hydrorhyza von der Fläche gesehen. *a* einzelne Scherben, *b*, *c* ihre netzförmige Verbindung durch Leisten.

Fig. 12. Dasselbe. Strahlenförmige Anordnung der Skeletanlagen unter einem Peridermstachel (*p*).

Fig. 13. Dasselbe. Weiter entwickelt.

Fig. 14. Dasselbe. Verdickte Scheibe der Basalplatte.

Fig. 15. *H. echinata*. Junge Hydrorhiza im Durchschnitt. *c* Cönosark. *bp* Basalplatte mit Zacken. *ss* Schalensubstanz.

Fig. 16. Dasselbe, älter. *c* normales, *c'* rückgebildetes Cönosark (2. Lage). *bp* 1. und 2. Basalplatte. *ss* Hornschicht der Schnecken- schale. *k* organische Reste der Kalkschicht.

Fig. 17. Dasselbe. *c*, *c'*, *bp*, *ss* wie vorher. *x* Zusammenhang der zweierlei Cönosarkmassen. *st* Streben zwischen beiden Basalplatten. *bs* Fortsetzungen der Basalplatte in die Schnecken- schale.

Fig. 18. *H. echinata*. 2. Lage der Hydrorhiza im queren Durch- schnitt. *c'* rückgebildetes Cönosark. *st* Streben zwischen beiden Basal- platten.

Fig. 19. *H. echinata*. Eine Faser der Hornschicht der Schnecken- schale, von Bakterien durchsetzt.

Tafel 14.

Fig. 20. *H. echinata*. Hydrorhiza mit 3 Peridermstacheln, Durch- schnitt. Grau das Ectoderm, weiß das Entoderm. *p* nackte Anlage eines Peridermstachels. *p'* ein solcher mit dünner, am Ende noch weicher Skeletschicht. *p''* fertiger Peridermstachel mit dicker Skeletschicht *bp* Basalplatte. *c* das vom Stachel in die Höhe gezogene Cönosark.

Fig. 21. *H. echinata*. Anlage eines Basalstachels, Durchschnitt. *c* Cönosark. *bp* Basalplatte. *bs* vergrößerte Zacke.

Fig. 22. Dasselbe, älter. *c* Cönosark. *bp* Basalplatte in das Stachel- skelet einbezogen. *bs* Skeletfortsatz in die Hornsubstanz der Schale (*ss*). *k* Reste der Kalkschicht.

Fig. 23. Dasselbe. *c*, *bp*, *bs*, *ss* wie vorher.

Fig. 24. *Podocoryne carnea*. 2 ineinandergeschobene Peridermstacheln. Durchschnitt. *c* Cönosark. *p* Stachelskelet. *bp* 1. Basalplatte. *h* 2. Lage der Hydrorhiza. *ss* Schalensubstanz.

Fig. 25—37. *Stylactis inermis*-♀. Entwicklungsreihe der Gonanthen, Durchschnitte senkrecht (Fig. 25—32) und quer (Fig. 33—37). Grau das Ectoderm, weiß das Entoderm. *pa* Parectoderm, *pa'* seine Innen- schicht, *pa''* seine Außenschicht, *h* seine Höhlung. *en* Entodermhöhle. *sp* Spadix. *ei* Eizellen. *rs* Radialschläuche.

Tafel 15.

Fig. 38—44. *Hydractinia pacifica*-♂. Entwicklungsreihe der Gonanthen, senkrechte Durchschnitte. Grau das Ectoderm, weiß das Entoderm. *pa* Parectoderm, *pa'* seine Innenschicht (später Hoden), *pa''* seine Außenschicht, *h* seine Höhle. *s* Samenzellen. *en* Entodermhöhle. *l* Entoderm-lamelle. *sp* Spadix.

Fig. 45—51. *H. pacifica*-♀. Entwicklungsreihe der Gonanthen, senkrechte Durchschnitte. Grau das Ectoderm, weiß das Entoderm. *pa*, *pa'*, *pa''*, *h*, *l* wie vorher. *en* solide Hauptmasse des Entoderms. *ei* Eizellen. *rs* Radialschläuche.

Fig. 52, 53. *H. pacifica*-♀. Ältere Gonanthen, aus Schnittserien rekonstruiert. *pa'*, *pa''*, *h*, *en*, *ei*, *rs* wie vorher.

Fig. 54, 55. Dasselbe, Querdurchschnitte. *pa'*, *pa''*, *h*, *ei*, *rs* wie vorher. *l* Entoderm-lamelle.

Fig. 56—59. *H. echinata*-♂. Entwicklungsreihe von Gonanthen, senkrechte Durchschnitte. Grau das Ectoderm, weiß das Entoderm. *pa* Parectoderm, *pa'* seine Innenschicht, *pa''* seine Außenschicht, *h* seine Höhle. *en* Entodermschlauch. *s* Samenzellen.

Fig. 60, 61. *H. sodalis*-♂. Gonanthen, senkrechte Durchschnitte. a, b, c 3 Entwicklungsstufen. *pa*, *pa'* (später Hoden), *pa''*, *h*, *en*, *s* wie vorher.

Fig. 62. *H. sodalis*-♀. Junger Gonanth, senkrechter Durchschnit. *pa'*, *pa''*, *h*, wie vorher. *en* Entoderm. *ei* Eizellen.